

ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE

Unter Mitarbeit von

E. Bauereisen, Leipzig - R. Dittler, Marburg-L. - M. H. Fischer, Berlin-Dahlem - A. Jarisch
Innsbruck - L. Lendle, Göttingen - H. Lieb, Graz - H. Lullies, Kiel - R. Rigler, Graz -
H. Schaefer, Heidelberg - F. Scheminzky, Innsbruck - H. Schriever, Mainz - G. Schubert,
Wien - E. Schütz, Münster/W. - H. Weber, Heidelberg - K. Wezler, Frankfurt/Main -
E. Wöhlisch, Würzburg

herausgegeben von

A. W. FORST - B. ROMEIS - R. WAGNER

110. Band · Heft 1



Urban & Schwarzenberg · München und Berlin 1958

Inhalt

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Münster/Westf.

Doz. Dr. W. Müller-Limmroth und Dr. G. Jünemann, Elektrophysiologische Untersuchungen über den Helladaptationsprozess. Mit 11 Abbildungen 1

Prof. Dr. E. v. Skramlik, Berlin, Über haptische Scheinbewegungen. Mit 9 Abb. 33

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Halle/Saale

Doz. Dr. P. Raths, Die bioelektrische Hirntätigkeit des Hamsters im Verlaufe des Erwachens aus Winterschlaf und Kältenarkose. Mit 6 Abbildungen . . . 62

Einbanddecken

für Band 109 und die früheren Bände 103 ff. sind lieferbar.

Preis je Decke DM 3.—

Urban & Schwarzenberg - München und Berlin

Schriftleitung: Prof. B. Romeis, Institut für Histologie und experimentelle Biologie, München 15, Pettenkoferstr. 11, Ruf 54 0 84.

Manuskripte sind zu schicken:

von Arbeiten experimentell-biologischen Inhalts an Prof. Benno Romeis, Institut für Histologie und experimentelle Biologie, München 15, Pettenkoferstr. 11, Ruf 54 0 84,
von Arbeiten physiologischen und physiologisch-chemischen Inhalts an Prof. Richard Wagner, Physiologisches Institut, München 15, Pettenkoferstr. 12, Ruf 53 3 35, 51 5 46,
von Arbeiten pharmakologischen Inhalts an Prof. August Wilhelm Forst, Pharmakologisches Institut, München 15, Nußbaumstr. 28, Ruf 51 0 34.

Erscheinungsweise: Die Zeitschrift erscheint in Heften von etwa 5 Druckbogen; je 6 Hefte bilden einen Band.

Bezugspreis: Der Preis beträgt für ständige Bezieher je Heft DM 12.50 und je Band DM 75.—. Einzelpreis des Heftes DM 14.—. Einbanddecken DM 3.— je Band.

Anzeigen: Aufträge an den Verlag Urban & Schwarzenberg, München 15, Pettenkoferstraße 18, erbeten.

Aus dem Physiologischen Institut der Westfälischen
Wilhelms-Universität Münster
(Direktor: Prof. Dr. E. Schütz)

Elektrophysiologische Untersuchungen über den Helladaptationsprozeß

Von Wolf Müller-Limmroth und Gerhard Jünemann

Mit 11 Abbildungen

Eingegangen am 18. Juli 1957

Einleitung und Fragestellung

Die objektiven Veränderungen, die unter Lichteinwirkung in der Retina auftreten, sind — in der Reihenfolge ihrer Entdeckung — der Belichtungsstrom (1865 *Holmgren*), die Pigmentwanderung und die Sehpurpurbleichung (1876 *Boll*) und die Zapfenkontraktion (1884 *van Genderen-Storm*). Die Bedeutung der retinomotorischen Erscheinungen ist im Zusammenhang mit der Duplizitätstheorie des Sehens gut zu verstehen, die in der von *v. Kries*^{50, 51} 1904 aufgestellten Form seit rund 50 Jahren die Grundlage für alle den Sehakt betreffenden theoretischen Erwägungen bildet. Seit *Parson*⁶⁵ werden die mit der Stäbchenfunktion verknüpften retinalen Eigenschaften „skotopisch“ genannt, während die mit der Zapfentätigkeit verbundene Einrichtung für das Tagessehen „photopisch“ genannt wird. Nach *Granit*³³ ist jedoch die Duplizitätstheorie in der krassen von *v. Kries*^{50, 51} formulierten Form insofern nicht mehr tragbar, als der Tagesapparat nicht nur aus Zapfen und der Dämmerapparat nicht nur aus Stäbchen bestehen kann, sondern daß beide Apparate beide Rezeptorenarten enthalten. Nach *v. Studnitz*⁷⁷ soll es auch in den Zapfen Sehstoffe geben, ein Befund, der u. a. von *Wald*⁸⁵ angezweifelt worden ist. Nur der von *Wald*⁸⁵ entdeckte Zapfensehstoff Jodopsin scheint experimentell gesichert zu sein.

Die von *van Genderen-Storm*²⁶ zuerst beobachteten Bewegungen von Stäbchen und Zapfen haben das Ziel, jeweils das eine oder andere Rezeptorsystem in die Ebene „deutlichsten Sehens“ zu bringen, gerade so wie es der Beleuchtungsgrad erforderlich macht. Im Prinzip handelt es sich bei diesem Vorgang um ein Heranführen der Rezeptoren an das für den Erregungsvorgang wesentliche elektrische Feld der Membrana limitans externa. Von einer gewissen Helligkeit an kontrahieren sich also die Zapfen und wandern in Richtung des einfallenden Lichtes zur Membrana limitans externa und gelangen so in die Ebene des „deutlichsten Sehens“. Die Stäbchen, die bisher diesen Platz einnahmen, ziehen sich unter Streckung ihrer Myoide in die Tiefe der Sinneszellschicht zurück. Wird die Helligkeit reduziert, setzt eine gegensinnige Bewegung ein. — Wenn die Zapfen dem Lichte entgegenwandern, rückt auch das Pigment in seinen Pigmentzellausläufern nach und hüllt dabei, die Gesamtmasse der Stäbchen verdeckend, die Außenglieder und Ellipsoide der Zapfen ein. Als Grund dafür gab man bisher an, daß eventuell durchfallende Licht-

strahlen dadurch absorbiert werden und benachbarte Zellen nicht mehr erregen können, wodurch ein Verwischen der Abbildung vermieden und die Sehschärfe gesteigert werden solle. Wahrscheinlich ist jedoch hierfür die Unterhaltung eines engen Kontaktes der Rezeptoren mit dem stoffwechselfähig sehr aktiven Pigmentepithel verantwortlich zu machen. Im Dämmerlicht zieht sich das Pigment zurück. Auf Kosten der Sehschärfe soll dadurch eine möglichst vollkommene Lichtausnutzung erzielt werden. Die Bedeutung der Sehpurpurbleiche (Boll¹³) für den Erregungsvorgang der Sinneszellen und damit den Sehvorgang überhaupt wurde erstmalig von Kühne⁵³ herausgestellt und von Trendelenburg^{82, 83} in eingehenden Untersuchungen analysiert. Chemisch gesehen ist Rhodopsin ein Proteid. Wald⁸⁷ konnte in der prosthetischen Gruppe ein Carotinoid nachweisen, das er Retinen nannte und aus dem unter weiterer Lichteinwirkung Vitamin A wurde. Der Bleichungsvorgang verläuft nach den heutigen Vorstellungen in drei Stufen: 1. Zerfall des Sehpurpurs zu Sehorange, 2. Übergang von Sehorange in Sehgelb, 3. Übergang von Sehgelb in Sehweiß. Wald⁸⁶ sieht den Übergang von Sehpurpur in Sehorange — von Rhodopsin in Lumi-Rhodopsin — als den einzigen echten photochemischen Prozeß an; Lumi-Rhodopsin soll aber nicht mit dem Sehorange identisch sein, sondern stufenmäßig noch vor dem Sehorange liegen. Der Grad des Abbaus stuft sich nach der Dauer der Einstrahlung ab. — Von größerem Interesse ist natürlich der Regenerationsvorgang der Sebstoffe. Ohne diese Regenerationserscheinungen würde die Netzhaut etwa wie eine photographische Platte nach einmaliger Belichtung zur weiteren Aufnahme strahlender Energie nicht mehr verwendbar sein (v. Studnitz⁷⁷). Dem Abbau entsprechend unterscheidet Kühne⁵² zwei Formen der Regeneration. Die Regeneration vom Sehgelb bis zum Sehpurpur, wenn der Abbau auf dieser Stufe haltmacht, nannte er *Anagenese*. Ist die Ausbleichung vollständig, so muß praktisch der Sehpurpur von neuem gebildet werden. Diesen Vorgang nannte er *Neogenese*. Dabei soll auch das Pigmentepithel für die Sehpurpurregeneration von Bedeutung sein. Wald⁸⁴ u. a. bestätigten diese Befunde und unterschieden ebenso zwei Formen der Regeneration, eine schnelle und eine langsame. Autrum⁶ wies 1953 für die Fliege *Calliphora* die Wirkung von Lokalzellen der optischen Ganglien auf die Regeneration der Sebstoffe nach. Am intakten Auge findet die Regeneration augenblicklich statt, wogegen nach Abpräparation des ersten Ganglions der Vorgang auf mehrere Sekunden bis Minuten verlängert werden kann. Die Regeneration des Sehpurpurs im Dunkeln stimmt im Zeitgang weitgehend mit jenem der Empfindlichkeitssteigerung der Netzhautperipherie überein. Das Maximum der Empfindlichkeit wird ebenso wie das der Sehpurpurregeneration nach 30—40 min erreicht. Doch gerade hierüber findet man in der Literatur sehr abweichende Angaben. Es wird die Geschwindigkeit der Sehpurpurregeneration maßgeblich von der Dauer der vorangegangenen Helladaptation bestimmt. Je kürzer das Hellintervall und je geringer die Lichtintensität ist, um so geringer ist der Abbau und um so schneller geht die Regeneration vor sich. Das Absorptionsmaximum des Sehpurpurs fällt ziemlich genau mit der Wellenlänge des Lichtes zusammen, das im dunkeladaptierten Auge den größten Reizwert hat, d. h., daß dem Auge im Zustand der Dunkeladaptation Lichter jener Wellenlänge am hellsten erscheinen, die vom Sehpurpur am stärksten absorbiert werden.

Unabhängig voneinander wurde von Holmgren 1865 und von Dewar und McKendrick²¹ 1873 die Beobachtung gemacht, daß auf Belichtung am Auge auch elektrische Potentialschwankungen (ERG) auftreten. Die Analyse dieser elektrischen Erscheinungen hat ergeben, daß dieses Aktionspotential nicht nur Ausdruck der ablaufenden Erregung ist, sondern als wesentlicher Zellvorgang in die Kette der Erregungsvorgänge, die vom Lichteinfall bis zur zentralnervösen Erregung reicht, kausal eingebaut ist (Granit³⁵; Tomita⁸¹; Autrum⁶). Seit den Untersuchungen von Dewar und McKendrick²¹ besteht kein Zweifel darüber, daß der Belichtungsstrom seinen Sitz in der Retina hat. Selbst auf

sehr starke Reize hin ergab der chorioidea- und pigmentepithelhaltige Augengrund nach Entfernung der pigmentepithelhaltigen Netzhaut keinen Belichtungsstrom, während die isolierte Retina nach wie vor einen Belichtungsstrom lieferte. Keeler, Sutcliffe und Chaffee⁴⁷ zeigten, daß die Retinae solcher Mäuse, die auf Grund pathologischer Veränderungen stäbchenfrei sind, keinen Belichtungsstrom produzieren können. Somit konnten sie den eigentlichen Entstehungsort des ERG noch enger begrenzen. Es ist sicher, daß die Entstehung des ERG zu einem Teil an photochemische Umsetzungen gebunden ist. Bei Lichteinwirkung laufen nach Noell⁶³ einerseits innerhalb der Sehzellen bestimmte Reaktionen ab, die andererseits zu Ionenänderungen und Änderungen der Membranaktivität in der Umgebung dieser Zellen führen. Das ERG ist also weniger die Leistung einer Zelle oder Zellgruppe der gleichen Art als vielmehr das Ergebnis der Interaktion der Sinneszellaussen- und innenglieder und der angrenzenden Nerven Zelllager oder nach Noell⁶³ sogar der Pigmentepithelschicht. Diesem letzten Befund von Noell⁶³ gegenüber konnte Tomita⁸¹, der mit der Mikroelektrode in verschiedenen Schichten der Netzhaut dem ERG ähnliche intraretinale Aktionspotentiale ableiten konnte, in der Pigmentepithelschicht keine Potentiale registrieren. Von den sechs Arten erregbarer Zellen in der Retina macht Tomita⁸¹ die Bipolaren für die negative Komponente des ERG verantwortlich, während Granit³³ den Entstehungsort dieser Phase in den Rezeptoren sieht. Auch Ottoson und Svaetichin⁶⁴ sind dieser Meinung, nach deren Untersuchungen das gesamte ERG überhaupt nur in den Rezeptoren entstehen soll, und zwar sollen die Zapfen den negativen, die Stäbchen den positiven Anteil des ERG produzieren. Ihre Behauptung begründen sie mit der nach Entfernung der Pigmentschicht beobachteten reinen negativen Phase, ein Befund, der von Granit³⁵ in Zweifel gezogen worden ist. Die Meinung von Granit³⁵ konnte wiederum von Müller-Limmroth und Güth⁶¹ experimentell bestätigt werden, die mit Hilfe der Mikroelektrodenteknik die Beteiligung der benachbarten Ganglienzellschichten nachweisen konnten. Es kann also heute vielmehr als gesichert angesehen werden, daß das ERG oder besser seine Teilphasen sowohl in der Rezeptorenschicht als auch in den angrenzenden Ganglienzellschichten bzw. aus ihrem Zusammenwirken entstehen, wie ja auch die extrazellulären Strukturen nicht ohne Bedeutung sind. Der Zusammenhang von der positiven Phase P_{II} mit nervöser Substanz wurde von Granit³³ deutlich herausgestellt, und kürzlich konnten Autrum und Gallwitz⁷ die Beteiligung nervöser Strukturen am ERG zeigen, indem sie durch Abpräparation des Ganglion opticum I im ERG der Fliege Calliphora die positiven Schwankungen zum Verschwinden bringen konnten. — Nach Granit³⁵ ist daher das ERG als eine Massenreaktion aufzufassen, abhängig von der Orientierung einiger retinaler Strukturen. Streng genommen sind nur Rezeptoren und Bipolaren für das ERG bedeutungsvoll. Auch für das menschliche ERG ergab sich ein prinzipiell gleicher Verlauf (Sachs⁷⁰; Motokawa und Mita⁵⁶; Armington, Johnson und Riggs⁵; Best,¹¹).

Zur Erklärung der a-, b-, c- und d-Welle des ERG reichen die bekannten Differenzkonstruktionen völlig aus. Multiple Wellenbildungen, die an Stelle der einfachen Wellen sowohl in der a-Welle als auch in der b- und d-Welle beobachtet wurden, sind in die Differenzkonstruktionen jedoch nicht mit einbezogen. Zu diesen Erscheinungen ist auch die Stufenbildung in der a-Welle zu zählen, die von Armington, Johnson und Riggs⁵, Schubert⁷³ und Bornschein¹⁴ beschrieben wurden. Ebenso wenig findet die zuerst von Motokawa und Mita⁵⁶ für das ERG des Menschen beschriebene x-Welle darin eine Erklärung. Es handelt sich dabei um eine sehr schnelle positive Schwankung, die der b-Welle vorausseilt und im Gegensatz zur b-Welle vornehmlich photopische Eigenschaften besitzen soll. Für die photopische Natur der x-Welle spricht besonders ihre leichte Auslösbarkeit durch Rotlichtreize — von Armington⁴ konnte sie nur unter diesen Bedingungen von der b-Welle getrennt werden — als auch die Tatsache, daß sie im ERG nachtblinder Versuchspersonen erhalten bleibt

(Schubert und Bornschein⁷⁴). Die Verbindung der x-Welle mit P_{II} ist auffällig. Es gibt darüber hinaus aber noch eine Reihe von Befunden, die für eine Uneinheitlichkeit der Phase P_{II} sprechen. Gotch²⁷ und Einthoven und Jolly²³ beobachteten bereits Extrawellen über der b-Welle, die auf einen kontinuierlichen Reiz hin erfolgten. Das sog. „staircase“-Phänomen, d. h., daß sich die b-Welle treppenförmig in zwei oder mehr Stufen erhebt, und deren letzte Stufe sich aber deutlich von der folgenden c-Welle abgrenzen läßt, wurde von Chaffee, Bovie und Hampson¹⁹ wie auch von Granit und Riddell³⁸ und Granit und Munsterhjelm³⁶ beschrieben. Es handelte sich hier in jedem Fall um ERG, die durch sehr schwache Reize ausgelöst wurden. Im Vergleich mit den Beobachtungen von Hartline⁴³, der bei der Abteilung der einzelnen Nervenfasern die verschiedensten Entladungstypen fand, sollen diese Stufen so erklärt werden, daß jeweils das eine oder andere Element oder Gruppe von Elementen eingeschaltet ist (Granit und Munsterhjelm³⁶): „switch-board-effect“. Als solche Elementgruppen kommen Stäbchen und Zapfen getrennt voneinander oder aber auch gemischte Elemente in Frage. Multiple b-Wellen infolge von Reizen niedriger Intensität wurden auch von Müller-Limmroth⁵⁸ beobachtet, der weiterhin feststellen konnte, daß vornehmlich Blaubeleuchtung und in gewissem Grade auch die Herabsetzung der Erregbarkeit der Retina zu multiplen b-Wellen führen können. Nach seiner Meinung handelt es sich hierbei im wesentlichen um einen räumlichen Summationseffekt, wobei Netzhautareale, die dem direkt gereizten benachbart sind, in Erregung geraten und die für die einzelnen Zacken der b-Welle erforderlichen Teilpotentiale liefern. — Bei der Ableitung von Rezeptorpotentialen mit Mikroelektroden fanden auch Ottoson und Svaetichin⁶⁴ der b-Welle superponierte Oscillationen, deren Frequenz von Rezeptor zu Rezeptor wechselte. — Fry und Bartley²⁵ wie auch Granit und Therman³⁹ sahen solche Schwankungen in der b-Welle synchron mit Nervenimpulsen ablaufen, und Granit³⁸ wies auf die Bedeutung der Ableitungsstelle für solche Potentiale hin.

Smit⁷⁶ beobachtete 1934 als erster einen doppelten off-Effekt. Diese Erscheinung wurde dann weiter untersucht sowohl von Granit und Riddell³⁸ Granit und Wrede⁴¹ als auch von Granit und Munsterhjelm³⁶; in den letzten Jahren wies Müller-Limmroth⁵⁸ erneut auf diese Erscheinung hin und Goto und Toida²⁸ beschäftigten sich mit ihr in einer eingehenden Untersuchung. Granit und Wrede⁴¹ konnten die beiden von Smit⁷⁶ beobachteten Teilwellen — eine schnelle Welle und eine dieser schnellen Welle folgende langsame Welle — dem Zapfen- und Stäbchen-system zuordnen. Sie fanden, daß unter Dunkeladaptationsbedingungen — Zapfen- und Stäbchenaktivität vorausgesetzt — auf einen Kurzreiz von 430 m μ als Stäbchenantwort ein langsamer off-Effekt mit einer langen Latenzzeit erfolgte, während auf einen Reiz von 630 m μ als Zapfenantwort sich ein schneller off-Effekt kurzer Latenz zeigte. Wellenlängen zwischen 500 m μ und 570 m μ , den Empfindlichkeitsmaxima der Stäbchen und Zapfen, riefen einen doppelten off-Effekt hervor, entsprechend der Erregung beider Rezeptorarten. Das Auftreten von mehreren d-Wellen ist nach den Angaben von Goto und Toida²⁸ ein ebenso unbestimmter Vorgang wie die „switch-board“-b-Welle von Granit und Munsterhjelm³⁶. Multiple d-Wellen traten besonders auf, wenn die Präparate unter 10° C gehalten und nicht allzu starke Reize angewandt wurden. Bedeutungsvoll für das Auftreten der multiplen d-Welle erwies sich der Adaptationsgrad. Mit der Helladaptation wurden die einzelnen Zacken deutlicher und nahmen an Größe zu. Auch ein Zusammenfließen der Einzelzacken wurde beobachtet. Mit eintretender Dunkeladaptation wurden die Einzelwellen wieder kleiner und das Gesamtbild entsprechend flacher.

Die zweite Zacke des off-Effekts war nach Goto und Toida²⁸ im allgemeinen am größten. Auf stärkere Reize hin wuchs sie schnell heran, fiel aber bei nachlassender Beleuchtung wieder ebenso schnell in sich zusammen. Goto und Toida²⁸ schrieben die langsamen Einzelwellen der Phase P_{II} zu, obwohl sie andererseits diese Welle auch beobachteten, wenn von P_{II} sonst keine Anzeichen zu sehen waren. Bei der Durchführung der Experimente, die der vorliegenden

Arbeit zugrunde liegen, traten auch immer wieder doppelte d-Wellen auf, und zwar im allgemeinen unter den von Goto und Toida²⁸ beschriebenen Bedingungen.

Der für alle Laboratoriumstiere fast gleichmäßige Verlauf der Belichtungspotentiale wird unter bestimmten Einwirkungen in gesetzmäßiger Weise verändert. So ist die Abhängigkeit des ERG von Reizdauer und Reizintensität, von Temperatur und von der Einwirkung von Drogen bekannt. Nicht zu übersehende Veränderungen erfährt das ERG auch unter Adaptationsveränderungen. Die Bedeutung der Adaptation wird deutlich, wenn man überlegt, daß ohne Adaptation die Empfindungsunterschiede zwischen den einzelnen Sinnesreizen lediglich von der jeweiligen Beleuchtung abhängen würden, wodurch aber die Außenwelt je nach dem Beleuchtungszustand ein völlig verändertes Aussehen haben würde. Daß das wirklich so ist, zeigt sich bei adaptativ gestörten Menschen (Schober⁷¹). — Man muß zwischen Adaptationsvorgang = Adaptationsprozeß und dem Folgezustand unterscheiden, dem Adaptationszustand. Der Adaptationsprozeß ist von den zu überwindenden Beleuchtungsunterschieden zeitlich abhängig. Beim Übergang von einem niedrigeren zu einem höheren Leuchtdichteniveau ist die Adaptationszeit kürzer als umgekehrt. Dem Adaptationsprozeß entspricht in der Sehzelle in jedem Augenblick eine bestimmte Menge von Sehstoffen einerseits und von Zersetzungsprodukten andererseits. Zerfall und Aufbau wechseln jedoch vom Beleuchtungsgrad abhängig stark in ihrer Geschwindigkeit. Dem vollendeten Adaptationszustand bei einem gegebenen Beleuchtungsgrad entspricht in den Zellen eine ganz bestimmte Menge von Sehstoffen. Das Verhältnis Sehstoff zu Zerfallsprodukt ist bei hellen Adaptationslichtern zu Gunsten der Zersetzungsprodukte verschoben (v. Studnitz⁷⁷). Der Dunkeladaptationsvorgang ist ein empfindlichkeitssteigernder Vorgang. Die Empfindungsschwelle rückt immer tiefer, während andererseits mit der Helladaptation das Differenzierungsvermögen wächst. Nach Schouten⁷² verläuft der Adaptationsprozeß in zwei Phasen. Die 1. Phase ist ein sehr schneller, sofort einsetzender Vorgang, der etwa 50 ms dauert und α -Adaptation genannt wird. Als 2. Phase folgt die β -Adaptation, ein längere Zeit in Anspruch nehmender Vorgang. Die α -Adaptation soll ein nervöser Regulationsmechanismus sein, der die Empfindlichkeit zu Beginn der Helladaptation z. B. schlagartig bis auf den 5. Teil herabsetzen kann. Die β -Adaptation ist der eigentliche Anpassungsvorgang, der durch die Änderung des Gleichgewichts zwischen Zerfall und Neubildung der lichtempfindlichen Substanzen in der Netzhaut bewirkt wird und der sich in der Adaptationskurve widerspiegelt.

Am Adaptationsprozeß scheinen alle Strukturen und Mechanismen des Auges beteiligt zu sein: die primären photochemischen Umsetzungen in den Rezeptorzellen, die intraretinalen Generatormechanismen, die Ganglienzellen und Synapsen und schließlich auch extrazelluläre Umladungsvorgänge. Am deutlichsten macht sich im ERG die Adaptationswirkung an der sekundären Erhebung bemerkbar. Die sekundäre Erhebung — c-Welle — ist für das dunkeladaptierte Auge charakteristisch und fehlt praktisch im helladaptierten Auge (v. Brücke und Garten¹⁶; Kohlrausch⁴⁹; Granit und Riddell³⁸ und Granit³³). Für Tag- und Nachtvögel scheint diese Aussage nicht uneingeschränkt zu gelten. Kohlrausch⁴⁹ fand nämlich die c-Welle bei Tagvögeln nur unter HA-Bedingungen. Granit³⁰, der diese Untersuchungen wiederholte, stellte fest, daß die c-Welle im ERG der Tag- und Nachtvögel weniger adaptationsabhängig sei. In dem reinen Zapfenaugen der Schildkröte konnte eine c-Welle nicht beobachtet werden (Bernhard⁸). Ebenso fehlt die c-Welle im dunkeladaptierten Froschaugen auf Rotlichtreiz (Granit u. Munsterhjelm³⁶) und auch im dunkeladaptierten menschlichen Auge konnte Sachs⁷⁰ unter dieser Bedingung keine c-Welle beobachten. Voraussetzung für das Auftreten einer c-Welle ist überdies eine hohe Reizintensität und lange Reizdauer (v. Brücke und Garten¹⁶; Granit^{29, 30}; Granit und Riddell³⁸; Müller-Limmroth und Andrée⁵⁹). Es wurde der Versuch gemacht,

die c-Welle mit der Pupillenreaktion in Zusammenhang zu bringen. Demgegenüber konnte *Dodt*²² in seinen Kurven zeigen, daß die sekundäre Erhebung im menschlichen Auge mit der extraretinalen, pupillären c-Welle nicht identisch ist. — Die c-Welle scheint eng mit der Funktion der Stäbchen verknüpft zu sein, vermutlich besteht sogar ein Zusammenhang mit der Funktion des Pigmentepithels (*Noell*⁶³), ohne daß sie jedoch dort generell ihren Ursprung nimmt. *Therman*⁷⁸ konnte zeigen, daß Adrenalin selbst im helladaptierten Froschaugen eine c-Welle hervorrufen kann. Adrenalin wirkt im allgemeinen auf alle Phasen des ERG vermindern. Werden, wie bei *Therman*⁷⁸, einer kontinuierlichen Belichtung Einzelreize überlagert, so werden die auf die Einzelreize folgenden b-Wellen entlang der der kontinuierlichen Dauerbelichtung zugehörigen c-Welle immer größer. Dieses Größerwerden schrieb *Therman*⁷⁸ der Wirkung der c-Welle zu. Demnach sollte der c-Welle eine die Phase P_{II} empfindlichermachende Wirkung zugeschrieben werden. Auch die Untersuchungen von *Boehm*, *Sigg* und *Monnier*¹² und von *Bürgi* und *Boehm*¹⁷ lassen die Bedeutung von P_I und somit der c-Welle für den Adaptationsprozeß im Sinne einer Steigerung der retinalen Empfindlichkeit vermuten. — Im helladaptierten Auge treten infolge der durch die Lichteinwirkung bedingten Reduktion der Phase P_{II} die negativen Anteile des ERG deutlicher hervor (*Einthoven* und *Jolly*²³; *Gotch*²⁷; v. *Brücke* und *Garten*¹⁶; *Granit* und *Riddell*³⁸ und *Granit*³⁰). Eine Retina mit vorwiegender Stäbchenbeteiligung ergibt bei starker Helladaptation einen fast reinen negativen Kurvenverlauf des ERG (*Granit*³³). In einer gemischten I-Retina, wie z. B. in der des Frosches, ist die Wirkung der Helladaptation auf die Phase P_{II} nicht so deutlich (*Granit* und *Riddell*³⁸; *Granit*³³ *Wrede*⁸⁸; *Riggs*⁶⁹ und *Therman*⁷⁸). Abgesehen von dem Fehlen der sekundären Erhebung, die für das dunkeladaptierte Auge charakteristisch ist, sind im helladaptierten Auge alle Phasen vertreten, wie sie auch im dunkeladaptierten Auge zu finden sind; allerdings werden dabei die einen oder die anderen Phasen mehr betont oder abgeschwächt (*Granit* und *Riddell*³⁸). Die a-Welle ist deutlich, sogar häufig vertieft, die b-Welle ist kleiner und in ihrem Ablauf weniger gedehnt, die d-Welle ist gut ausgeprägt. *Gotch*²⁷ zeigte zuerst, daß die Höhe des off-Effekts von der Dauer des Reizlichtes abhängt. *Müller-Limmroth*⁵⁷ kam auf Grund seiner Untersuchungen zu einer Minimalzeit von 0,33 s, nach der überhaupt erst ein off-Effekt sichtbar werden soll. Nach *Granit* und *Riddell*³⁸ wird die Phase P_{III} mit der Dauer der Belichtung immer tiefer, so daß beim Verschwinden der Phase P_{III} am Ende des Reizes das Zurückschwingen dieser Komponente einen sehr großen off-Effekt verursacht. Die gleichen Wirkungen, die die veränderten Adaptationsbedingungen auf das ERG ausüben, können auch durch Kalium (*Therman*⁷⁸) und durch Alkohol (*Bernhard* und *Skoglund*¹⁸) erzielt werden. Kalium verkleinert die b-Welle, vergrößert die a- und d-Welle wie bei einer Helladaptation. Alkohol vergrößert die b-Welle und verkleinert die a- und die d-Welle. Wenn man daran denkt, daß das ERG der E-Retina durch das Nichtvorhandensein eines off-Effekts gekennzeichnet ist, während der off-Effekt ein besonderes Merkmal der I-Retina ist (*Granit*³⁰), dann ist somit die adaptationsbedingte Veränderung der I-Retina am deutlichsten dadurch charakterisiert, daß sich die I-Retina im Verlauf der DA äußerlich, d. h. dem im ERG widergespiegelten Verhalten nach, wie eine E-Retina verhält. Hinsichtlich ihrer Äußerung im N. opticus bleibt sie jedoch unverändert. Helladaptation vermindert die Phase P_{II} , vergrößert P_{III} und beschleunigt zugleich ihren Ablauf, so daß unter HA P_{III} am Ende einer Belichtung schneller als unter DA zur Nulllinie zurückkehrt. Sie kann aber auf Wiederbelichtung hin ebenso schnell wieder hergestellt werden (*Granit* und *Riddell*³⁸; *Müller-Limmroth* und *Andrée*⁶⁰). Flimmerversuche zeigen überdies, daß die dunkeladaptierte Retina träger und weniger fähig als die helladaptierte Retina ist, einzelne Reize zu unterscheiden (*Granit* und *Riddell*³⁸; *Bernhard* und *Skoglund*¹⁰). Daraus geht deutlich hervor, daß das Ziel des Helladaptationsprozesses in einer Steigerung der Differenzierungsfähigkeit des Auges zu suchen ist (*Müller-Limmroth* und *Andrée*⁶⁰). Es ist all-

gemein bekannt, wie sich die vollendete HA und DA im ERG ausdrückt, und der Dunkeladaptationsprozeß ist elektoretinographisch ausgiebig untersucht worden. Fröhlich²⁴, Riggs⁶⁹, Wrede⁸⁵, Granit³² setzten die b-Wellenhöhe in Beziehung zu der Empfindlichkeitssteigerung (Schwellenmessung) im Verlauf der DA, und Granit, Munsterhjelm und Zewi³⁷ verglichen wiederum die b-Wellenhöhe mit der Sehpurpurregeneration. Alle diese Untersuchungen zeigen, daß sich der Adaptationsprozeß im ERG widerspiegelt. Es gibt dagegen kaum systematische Studien der Helladaptation mit elektrophysiologischen Methoden (Granit³³), wenn auch — so fährt Granit in seinem Buche fort — „fast alle bisher veröffentlichten Untersuchungen irgendwie die Helladaptation mit einbeziehen, so weit wie Reizdauer, ERG und Opticusentladungen damit verknüpft sind“. Das Ziel dieser Arbeit ist es deshalb, systematisch den Helladaptationsprozeß vornehmlich mit Hilfe elektoretinographischer Methoden zu untersuchen.

Methodik

Die vorliegenden Versuche wurden an eröffneten Froschbulbi (*Rana temporaria*) durchgeführt. Vor Beginn eines jeden Versuches wurden die Tiere für verschieden lange Zeiten in einem schwarz-matt-lackierten Glasgefäß dunkeladaptiert. Die Adaptationszeiten variierten zwischen 16 Stunden und 30 Minuten. — Die Bulbi wurden im Rotlicht präpariert. Als Lichtquelle diente eine rote Dunkelkammerlampe, die in einem Abstand von 50 cm vom Präparationsfeld aufgestellt war. Die Operation an den Bulbi erwies sich wegen des „fovealen Verschwindens“ des Objektes bei Fixierung als schwierig, weil man deshalb fortwährend am Präparat vorbeisehen mußte, um die Manipulation mit Pinzette und Schere optisch kontrollieren zu können. Die Frösche wurden dekapitiert und die Köpfe an der beschriebenen⁶¹ Haltevorrichtung — eine mit einer Stahlkugel gelenkig verbundenen Schraubklemme — befestigt. Es folgte die Entfernung der Gaumenschleimhaut, der Nickhaut und der hinter dem Bulbus liegenden Hautpartie. Dann wurde mit grober Schere der den Orbitaboden bildende Kieferknochen abgetragen. Der jetzt mehr oder weniger freiliegende Bulbus wurde aus seiner Muskelhülle so weit herausgeschält, daß er nur noch durch eine kleine Gewebsbrücke nasal und durch den Opticus gehalten wurde. — Die weitere Präparation erfolgte mit feinem ophthalmologischen Besteck. Mit der Bruchspitze einer Rasierklinge wurde der Limbusrand durchstoßen, und mit feiner, gebogener Schere wurde von hier aus die Cornea nebst Iris kreisförmig von der Sklera abgetrennt. Eine jetzt erst erfolgende Durchtrennung der Zonulafasern zur Luxation der Linse führte häufig zu Zerrungen und sogar zur Abhebung der Retina. Um diese Läsionen zu vermeiden, wurde allgemein der Gang der Präparation etwas abgeändert. Der Zirkulärschnitt zur Abtragung der Cornea wurde tiefer auf den Äquator zu verlegt, so daß die Schnittlinie zwischen Zonula und Ora serrata verlief. Dadurch konnte die Linse zusammen mit Cornea und Iris abgehoben werden. Diese Manipulation erwies sich als sehr schonend; der Glaskörper wurde nicht mehr beschädigt und obendrein die Präparationszeit abgekürzt. Im allgemeinen konnte 7–8 min nach Dekapitation das erste ERG registriert werden. — Die verbleibende hintere Bulbushälfte konnte nun nach vorsichtigem Austupfen des Kammerwassers und skleranaher Durchtrennung des Opticus sehr gut an dem nasal stehengebliebenen Gewebsrest erfasst und transportiert werden. Ein solches Präparat hat gegenüber dem uneröffneten Auge gewisse Vorzüge: Man kann nämlich 1. direkt von der Retina ableiten, erhält deshalb 2. größere Ausschläge und hat 3. die Garantie, daß nicht etwa pupillomotorisch bedingte Potentiale mit in das ERG eingehen.

Eine besondere Haltevorrichtung für das Präparat erübrigte sich, da die indifferente Elektrode so ausgebildet war, daß sie gleichzeitig das Auge halten konnte. Die Öffnung des die indifferente Elektrode darstellenden Glasröhrchens erweitert sich am umgebogenen Ende trichterförmig, so daß nach Gallerte-

Füllung eine Mulde entstand, in die der Bulbus sich gut einpaßte. Da das Auge im Dunkeln montiert werden mußte, wurde die indifferente Elektrode durch ein schwach rot leuchtendes Positionslicht markiert. Die differente Elektrode, deren Spitze zur Erzielung einer möglichst punktförmigen Ableitung fein ausgezogen war, konnte mit Hilfe eines Mikromanipulators vorsichtig in Position gebracht werden. Es wurde punktförmig direkt von der Retina gegen die gesamte Hinterfläche des Bulbus abgeleitet. Die Verstärker- und Registrieranordnung entsprach der in den bisherigen Veröffentlichungen angegebenen Methodik (Zeitschreibung: 0,05 s).

Als Reizlampe wurde eine 12 V — 40 Watt-Lampe verwandt. Das Licht dieser Lampe wurde durch einen äußerlich geschwärzten Glasstab direkt auf die Bulbusschale appliziert. Das konisch auslaufende Ende des Glasstabes war lackfrei. Mit Hilfe eines Zahntriebes konnte die Lampe bzw. der Glasstab so weit dem Präparat genähert werden, daß gerade die Bulbusschale ausgeleuchtet wurde. Ein zwischen Glühlampe und Glasstab eingeschalteter Photoverschluß diente der Bestimmung der Belichtungszeit, die für diese Versuche immer 0,5 s betrug. Das Adaptationslicht lieferte eine Osram-Nitraphot-Lampe (BR, 220 V-500 W- pGZ). Diese Adaptationslampe war in einem bestimmten Abstand vom Präparat aufgestellt. Mit Hilfe eines Schiebewiderstandes konnte die Lichtstärke der Lampe, gemessen als Beleuchtungsstärke in Höhe des Präparates (lx) beliebig verändert werden. Der Schiebewiderstand war so geeicht, daß die jeweiligen Beleuchtungsgrade zwischen 5 und 600 lx eingestellt werden konnten.

In 5—6 min war in der Regel die Präparation bei Rotlicht beendet. Bis zur ersten Belichtung vergingen dann gewöhnlich noch 2—3 min, in der das Präparat in absoluter Dunkelheit gehalten wurde. Ein Bulbus zeigte sich nach 20—25 min noch gut erregbar; es ließ sich gelegentlich ein ERG auch noch nach dieser Zeit mit allen Wellen ableiten. Häufiger wurde dagegen von der 15. Minute nach Dekapitation an eine Verminderung der Potentiale beobachtet, die dann die Beendigung des jeweiligen Versuches veranlaßte.

Ergebnisse

Ein tageslichtadaptiertes Froschauge (HA) beantwortet einen Lichtreiz mit einem typisch konfigurierten ERG mit einer deutlichen d-Welle. Bei den ersten 10 Versuchen wurde das Präparat nach der Registrierung dieses ersten Hell-ERG fortlaufend in gleichen Abständen von 1 min mit einer Reizdauer von 0,5 s unter den Bedingungen völliger Dunkeladaptation (DA) belichtet. Es zeigte sich bei diesen orientierenden Vorversuchen, daß bereits nach 1 min langem Dunkelaufenthalt die Amplitude der b-Welle wesentlich vergrößert war und im Verlauf der DA in der Regel noch zunahm. Umgekehrt verhielt sich die a-Welle, die zwar bei der 1. Belichtung im Verlauf der DA tiefer und spitzer war, aber dann fortlaufend an Größe abnahm. Viel deutlicher als diese beiden Befunde waren starke Veränderungen an der d-Welle feststellbar. Die d-Welle war gewöhnlich nach 10 min völlig verschwunden oder ragte nur noch eben angedeutet aus dem Abfall der b-Welle hervor.

Bei den vorliegenden Untersuchungen ging es jedoch im wesentlichen darum, die Veränderungen im ERG beim Übergang aus völliger Dunkelheit in das Helle zu beobachten. Deshalb wurde bei den folgenden Versuchsreihen die Dunkeladaptationszeit vor Beginn der Versuche variiert, indem die Versuchstiere für verschieden lange Zeiten vor jedem Versuch in einem Adaptationsgefäß in völliger Dunkelheit gehalten wurden. Die Dunkeladaptationszeiten lagen zwischen 30 min und 16 h. Nach den bei diesen Untersuchungen gemachten Erfahrungen kann schon nach 30 min die Dunkeladaptation als vollständig angesehen

werden. Eine Verlängerung der Adaptation über diese Zeit hinaus hatte nämlich keinen weiteren Einfluß mehr auf die Veränderungen, die sich in der daran anschließenden Helladaptationsperiode im ERG feststellen ließen. Trotzdem wurde in der Mehrzahl der Versuche die Dunkeladaptationsdauer von 1 h nicht unterschritten.

Da im Anschluß an die DA die Präparation bei Rotlicht vorgenommen wurde, kann eine eventuelle Beeinflussung durch dieses Rotlichtintervall nicht ausgeschlossen werden. Zu erwähnen wäre noch, daß die Versuchstiere auch schon vor dem Aufenthalt in absoluter Dunkelheit fortwährend dem mehr oder weniger starken Dämmerlicht des Tierkellers ausgesetzt waren.

Zu Beginn der Versuche — also noch unter den Bedingungen der tiefen Dunkeladaptation — betrug die Amplitude der b-Welle durchschnittlich 764 μ V. Die a-Welle war tief und spitz; die d-Welle zeigte sich im abfallenden Schenkel der b-Welle nur noch als ein sehr kleiner Höcker oder wurde vermißt. Der gleiche Lichtreiz führte 7 s nach Beginn der Helladaptation zu einem wesentlich verkleinerten ERG. Es zeigte sich dann eine für das „Hell-ERG“ charakteristische kleine und weniger steile a-Welle, während sich der off-Effekt schon jetzt sehr deutlich aus der Kurve heraushob. Auf diese an der a-Welle und dem off-Effekt zu beobachtenden Vorgänge wird im Zusammenhang später noch einzugehen sein. —

Der Grad der b-Wellenverkleinerung steht augenscheinlich in einer engen Beziehung zur Beleuchtungsstärke des Adaptationslichtes. Es wurde deshalb in weiteren Versuchen der Einfluß der Beleuchtungsstärke des Adaptationslichtes auf die Verkleinerung der b-Wellenamplitude im einzelnen geprüft in einem Adaptationsbereich zwischen den Beleuchtungsstärken von 5 und 200 lx, und zwar in den Beleuchtungsstufen von 5, 10, 30, 50, 100 und 200 lx (dargestellt als 3. Dimension in Abb. 1 b). Trägt man die Höhe der b-Welle in ein Koordinatensystem ein, wobei auf der Abszisse die Zeit und auf der Ordinate die Höhe der b-Welle abgetragen wird, so ergibt sich der in Abb. 1 b wiedergegebene Kurvenverlauf. Am geringsten war — wie zu erwarten — die Größenabnahme der b-Welle bei einer geringen Adaptationsbeleuchtungsstärke von 5 lx. Sie betrug im Durchschnitt 22,7 %. Mit wachsender Beleuchtungsstärke des Adaptationslichtes wurde dann aber der Abfall — gemessen jeweils an der Größe der b-Wellenamplitude nach 7 s Adaptationsdauer — immer größer. Bei 10 lx betrug die Verminderung bereits 26,7 %, bei 30 lx 32,4 %, bei 50 lx 59,7 %, bei 100 lx 51,1 % und bei 200 lx 69,8 % des Wertes bei DA. Bei einer HA auf 100 lx Beleuchtungsstärke war somit die Höhe der b-Welle auf etwa die Hälfte des entsprechenden Wertes bei DA abgesunken. Im weiteren Verlauf der HA wuchs aber die b-Welle merkwürdigerweise wieder an, obwohl man an den nun gegebenen Adaptationsbedingungen nichts mehr veränderte. Dieser Anstieg war meistens schon nach 2—4 min beendet. In einigen Versuchen blieb die Höhe der b-Welle nach Beendigung dieses Anstiegs dann für die Dauer des Versuchs unverändert. Selbst nach einer

10 min währenden HA änderte die b-Welle ihre Höhe nicht mehr. Häufiger kam es aber nach Erreichen dieses ersten Maximalwertes wieder zu einem stetigen, jedoch leichten Abfall der b-Wellenhöhe als Folge von Absterbeerscheinungen. Aus Abb. 1 b geht außerdem hervor, daß die zu den jeweiligen Adaptationslichtern gehörenden Kurven der b-Wellenhöhe zum mindesten in ihrem Anfangsteil annähernd parallel verlaufen und sich nur durch ihren Abstand von der Abszisse voneinander unterscheiden.

Im Gegensatz zu dem gedehnten und trägen Verlauf der b-Welle des dunkeladaptierten Auges konturierte sich die b-Welle mit fortlaufender HA immer schärfer. Außerdem entstand im abfallenden Schenkel der b-Welle sehr bald ein Knick, von dem aus sich bis zur Erhebung der d-Welle

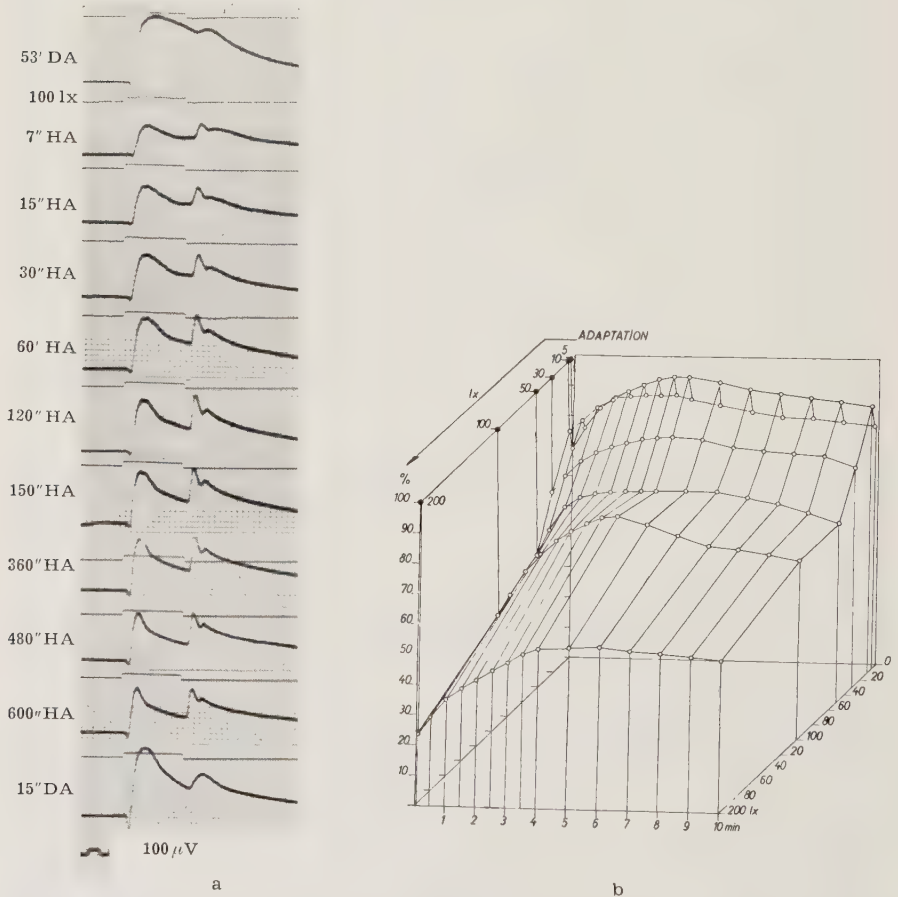


Abb. 1. a) Die Veränderungen des ERG beim Übergang von DA zu HA und während der HA bei einem konstanten Belichtungsgrad von 100 lx. Nach anfänglicher Verminderung nimmt die b-Wellenamplitude im Verlauf der HA wieder zu. Dazu parallel entwickelt sich der off-Effekt. Es zeigt sich außerdem ein deutlicher 2. off-Effekt. b) Das Verhalten der b-Welle beim Übergang von DA zu HA und während der HA bei 5 lx, 10 lx, 30 lx, 50 lx, 100 lx und 200 lx. Es zeigt sich deutlich die Abhängigkeit der initialen Amplitudenverminderung vom Beleuchtungsgrad. Die Wiederrücknahme der Amplitude bei gleichbleibenden Adaptationsbedingungen ist nach 2–4 min beendet. Die Höhe der b-Welle ist in % des Maximums auf der Ordinate angegeben. Die Abszisse zeigt die Dauer der HA in min an. Die zur Helladaptation erforderliche Beleuchtungsstärke ist in der 3. Dimension aufgetragen.

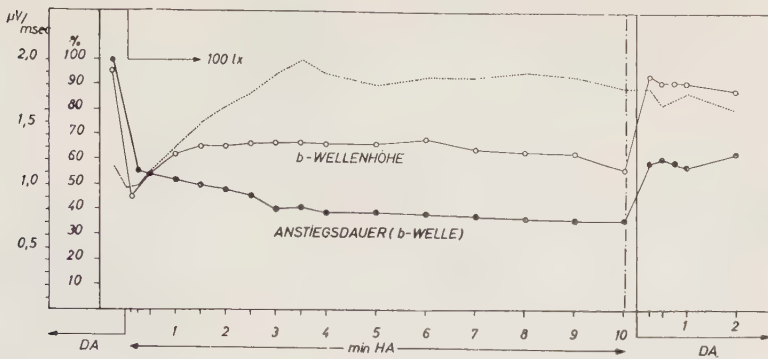


Abb. 2. Amplitude, Anstiegsdauer und Steilheit ($\mu V/ms$) der b-Welle beim Übergang von DA zu HA. b-Wellenhöhe und Anstiegsdauer sind in % des Maximums auf der Ordinate abgetragen. Zu Beginn der HA steigt die b-Welle schneller an, als die Anstiegsdauer abfällt, folglich wird die Steilheit größer (punktierter Kurve: Steilheit der b-Welle).

ein fast gradlinig verlaufendes Kurvenstück erstreckte, was man gewöhnlich als „c-Welle“ bezeichnet. Manchmal war dieser Knick so deutlich ausgebildet, daß man ihn eher mit der zutreffenderen Bezeichnung „sattelförmig“ charakterisieren sollte. Die b-Welle trat im Dunkeln wie im Hellen nach einer gleichgroßen Latenzzeit auf. Es wurden bis zum Auftreten der b-Welle Zeiten von 55–80 ms gemessen. Im Verlaufe einiger Versuche verkürzte sich die Latenzzeit der b-Welle mit einsetzender HA. Die b-Welle trat dann aber nur um wenige ms früher auf; ein Unterschied, der wohl in die Meßfehlerbreite eingeht. Die Anstiegsdauer, d. h. die Gipfelzeit vom Beginn der b-Welle bis zum Erreichen ihres Gipfelpunktes, war im Dunkeln größer als im Hellen. Sie fiel mit einsetzender Helladaptation steil ab, verminderte sich noch über den folgenden Zeitabschnitt von etwa 3 min, um erst dann einen annähernd konstanten Wert anzunehmen. Mit einsetzender Dunkelheit stieg sie zunächst wieder recht steil an und erreichte wahrscheinlich auch hier nach einer bestimmten Zeit einen konstanten Wert. Allerdings machten sich nach 15 min bei dieser hier angewandten Präparationsart schon bald deutlich Absterbeerscheinungen bemerkbar, so daß Beobachtungen nach dieser Zeit nur bedingten Wert haben, wenn man ihnen überhaupt Beachtung schenken darf. Im Durchschnitt war die Anstiegsdauer der b-Welle unter DA-Bedingungen dreimal größer als unter HA. — Die Steilheit der b-Welle, d. h. der Quotient aus der b-Wellenhöhe und Anstiegsdauer ($\mu V/ms$), fiel mit beginnender HA ab, ebenso wie die Amplitude und die Anstiegsdauer. Von diesem initialen gemeinsamen Abfall an aber bewegten sich Amplitude und Anstiegsdauer gegensinnig. Da jedoch dann die Amplitude um größere Beträge anstieg als die Anstiegsdauer abfiel, mußte infolgedessen die Steilheit entsprechend der b-Wellenhöhe sofort wieder zunehmen. Hatte sich die Anstiegsdauer auf ihr Adaptationsniveau eingestellt, so folgte die Steilheit in ihren Veränderungen allen Vergrößerungen und Verkleine-

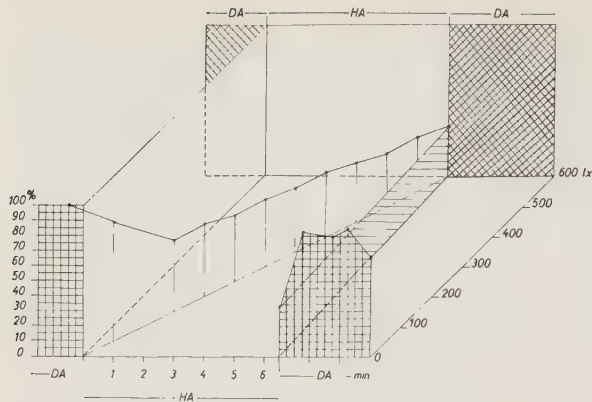


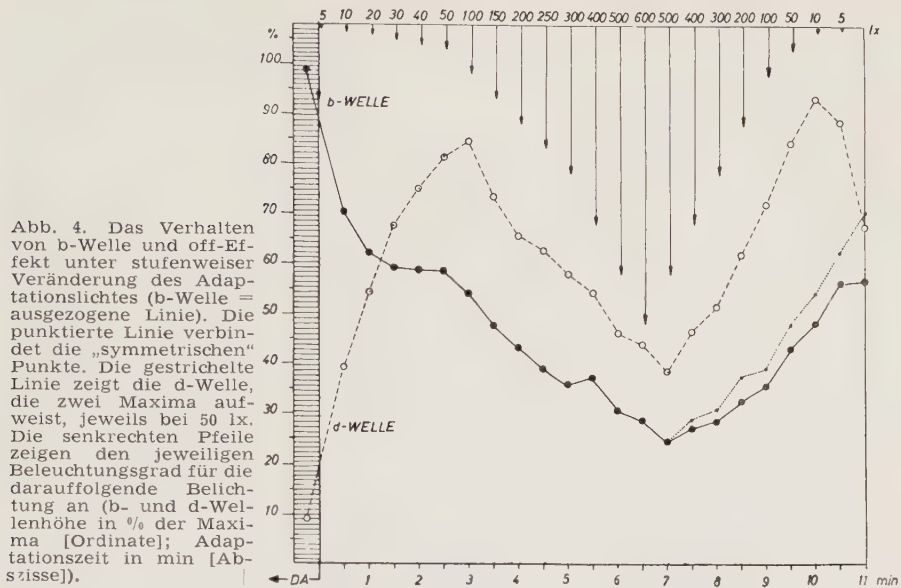
Abb. 3. Das Verhalten der b-Welle bei stufenweiser Erhöhung des Adaptationslichtes. Die Punkte entsprechen der b-Wellenhöhe am Ende einer der markierten Beleuchtungsstufen. Die b-Wellenhöhe ist in % des Maximums auf der Ordinate, die Adaptationszeiten in min auf der Abszisse abgetragen.

rungen der b-Wellenamplitude. Man kann also sagen, daß die b-Wellenhöhe und Steilheit annähernd parallel verlaufen. — In Abb. 2 ist der Verlauf für Anstiegsdauer, und Steilheit der b-Welle kurvenmäßig dargestellt. Das Adaptationslicht betrug bei diesen Versuchen 100 lx.

Nach dieser Versuchsreihe mit konstanter Adaptationsbeleuchtungsstärke sollte geprüft werden, wie sich das ERG verhält, wenn im Verlauf der HA das Adaptationslicht selbst verändert wird.

Wie beschrieben, konnte mit Hilfe eines Schiebewiderstandes die Beleuchtungsstärke zwischen 5 und 600 lx beliebig variiert werden, wobei der bei niedriger Beleuchtungsstärke auftretende „Gelbstich“ der Lampe, bedingt durch die geringere Farbtemperatur, vernachlässigt wurde. Bei den im Folgenden zu beschreibenden Versuchen wurde das Präparat für jeweils 30–60 s Dauer auf einen dieser Beleuchtungsgrade adaptiert. Am Ende dieses Adaptationsintervalls wurde ein Lichtreiz gesetzt, dessen Intensität und Dauer auch bei diesen Versuchen unverändert blieb. Sobald das erste ERG registriert war, wurde sofort der Beleuchtungsgrad erhöht, bzw. erniedrigt, und nach der gleichen Adaptationsdauer wurde dann das nächste ERG abgeleitet. Die Beleuchtungsgrade der einen Versuchsreihe lagen bei 10 und 50 lx und wurden von 50–600 lx um jeweils 50 lx erhöht. Die Beleuchtungsgrade bei der anderen Versuchsreihe betrugen 5 und 10 lx, wurden von 10–50 lx um je 10 lx stufenweise erhöht, von 50–300 lx um jeweils 50 lx, von 300–600 lx und wieder zurück bis 100 lx jeweils um 100 lx verändert. Die beiden letzten ERG dieser HA-Periode wurden bei 10 und 5 lx danach noch abgeleitet.

Bei diesen Versuchen zeigte das erste ERG am Ende der ersten 30 s HA beim geringsten Beleuchtungsgrad eines jeden Versuches die gleichen Veränderungen, wie sie schon für die Versuche bei gleichbleibenden HA-Bedingungen beschrieben wurden: Das b-Potential war kleiner im Vergleich zum entsprechenden Dunkelwert; die a-Welle war ebenfalls um mehr als die Hälfte reduziert und die d-Welle konfigurierte sich deutlich. Erhöhte man jetzt den Beleuchtungsgrad in der oben beschriebenen Reihenfolge um 10 oder 50 lx, so fiel das b-Potential weiter ab. Mit jedem Adaptationsintervall mit höherer Beleuchtungsstärke des Adaptationslichtes kam es zu einem weiteren Absinken der b-Wellenhöhe (vgl. Abb. 5). Überträgt man die Werte für die Höhe der b-Welle aus einem solchen Versuch in



ein Koordinatensystem, so ergibt sich ein Kurvenverlauf, wie er in dem Diagramm in Abb. 3 dargestellt ist. Auf der Abszisse ist wieder die Zeit aufgetragen, auf der Ordinate die Höhe der b-Welle in % der maximalen b-Wellenhöhe im Dunkel-ERG. Die 3. Dimension soll in ihrer Größe den Grad der Adaptationsbeleuchtung angeben. Aus Abb. 3 geht außerdem noch hervor, daß die Abnahme der b-Wellenamplitude in den ersten beiden Minuten sehr stark, in den folgenden Minuten dagegen nur geringfügig ist. Wurde die Helladaptation nach etwa 6 min unterbrochen, also nach der Zeit, in der das Adaptationslicht treppenförmig auf 600 lx gesteigert worden war, so resultierte nach 15 s Dunkelheit auf Reizbelichtung hin ein ERG, das sich nur geringfügig von dem Dunkel-ERG zu Beginn des Versuchs unterschied, wenn man von den Veränderungen am off-Effekt absieht. Das b-Potential hatte nahezu seine ursprüngliche Höhe wieder erreicht und auch die a-Welle war wieder tief und spitz.

Die Betrachtung der Abb. 4 zeigt, daß bei der rückläufigen Verminderung der Adaptationsbeleuchtungsstärke die Größe des ERG — gemessen an der b-Wellenhöhe — wieder anstieg. Die Kurve verläuft jedoch nicht ganz symmetrisch (s. auch Abb. 5), d. h. beim rückläufigen Durchgang von 600 bis 5 lx sind die Werte für die b-Welle etwas kleiner als sie bei der gleichen Beleuchtungsstärke bei der vorangegangenen stufenweisen Erhöhung der Adaptationsbeleuchtungsgrade bis 600 lx gemessen wurden. Zum Vergleich sind in Abb. 4 die symmetrischen Punkte eingezeichnet worden.

Die Differenz wird für die korrespondierenden Punkte mit Fortdauer der Helladaptation größer. Der Unterschied von 13,8 % in dieser Abbildung für 5 lx zwischen der 1. Belichtung am Anfang der HA und der

letzten Belichtung am Ende der HA erklärt sich damit, daß wegen der einsetzenden Absterbeprozesse auch unter konstanten Adaptationsbedingungen im Verlauf der HA bei der beschriebenen Versuchsanordnung von einem bestimmten Punkt an ein leichter Abfall der Potentiale einsetzte (vgl. Abb. 1 b).

Ging man zu Beginn der HA einige Stufen im Beleuchtungsgrad des Adaptationslichtes zurück, indem man z. B. statt von 50 lx auf 100 lx von 50 lx auf 5 lx zurückschaltete, so resultierte am Ende dieses Intervalls bei 5 lx ein ERG, dessen b-Wellenhöhe mit der der ersten Belichtung bei 5 lx gleich groß oder sogar größer war, wie es den Beobachtungen bei den Versuchen mit gleichbleibender Beleuchtungsstärke während der HA entspricht. — Auf Grund dieser Beobachtungen ergab sich die Frage, ob die der Vergrößerung des Adaptationslichtes folgenden Verkleinerungen des ERG eventuell dadurch zu erklären seien, daß die Reizstärke — bei allen Versuchen 350 lx — im Verhältnis zur steigenden Grundbeleuchtung

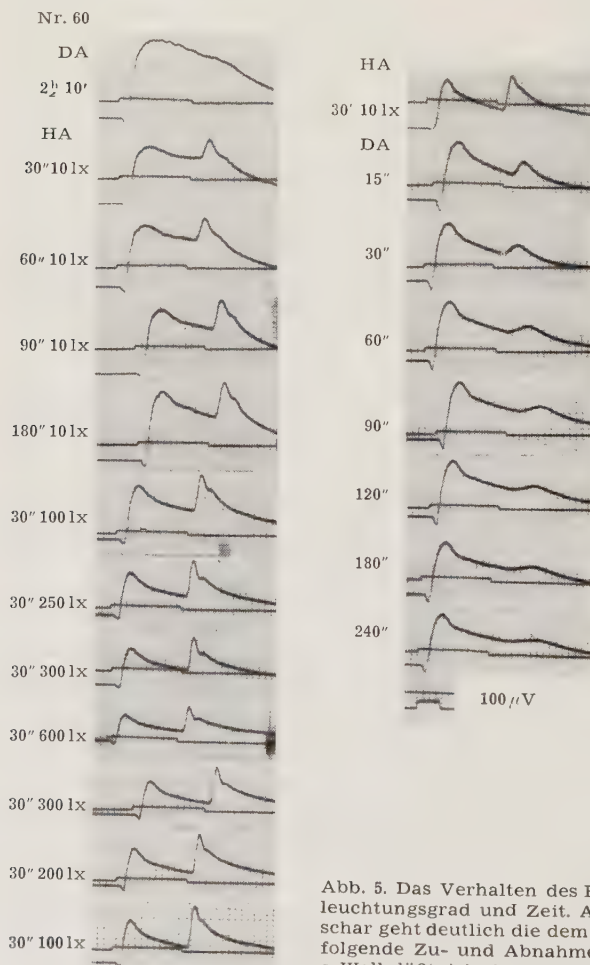


Abb. 5. Das Verhalten des ERG in Abhängigkeit von Beleuchtungsgrad und Zeit. Aus der abgebildeten Kurvenschar geht deutlich die dem jeweiligen Beleuchtungsgrad folgende Zu- und Abnahme der b-Welle hervor. In der a-Welle läßt sich eine deutliche Stufenbildung beobachten.

immer kleiner würde. Ein Vergleich der Kurve der relativen Reizstärke (= Reiz/Grundbeleuchtung) mit der Kurve der b-Wellenamplituden zeigt eine große Ähnlichkeit beider Kurvenformen. Ob aber das Verhältnis von Reizstärke zur Grundbeleuchtung (relative Reizstärke) der einzige Grund für die bei diesen Versuchen gemachten Beobachtungen ist, bleibt noch zu erörtern. — In einigen Versuchen wurde nach der letzten Stufe bei 600 lx das Adaptationslicht auf 3000 lx erhöht. Auch unter diesen Bedingungen — das Verhältnis von Reiz zur Grundbeleuchtung betrug $350 : 3000 = 0,116$ — konnte noch ein vollständiges ERG mit a-, b- und d-Welle abgeleitet werden. Ein Vergleich der b-Wellenamplituden würde für eine Abhängigkeit von der relativen Reizstärke sprechen.

Demgegenüber seien noch zwei andere Beobachtungen beschrieben, die in diesem Zusammenhang von Interesse sind. Stellt man die Veränderung der b-Welle im Verlauf dieser Untersuchungen graphisch dar, so erscheint mitunter ein Knick an der Stelle, wo man von den kleinen Stufen der Adaptationslichterhöhung auf die großen übergeht. Das ist nach 120—150 s bei der Erhöhung von 50 lx auf 100 lx der Zeitpunkt (Abb. 4), zu dem die b-Welle bei gleichbleibenden Adaptationsbeleuchtungen ihre für den jeweiligen Adaptationsgrad volle Größe erreicht hat. Bis dahin zeigten die ERG in solchen Fällen eine steigende Tendenz und wurden darin durch eine Erhöhung des Adaptationslichtes um 10 lx jeweils nicht beeinträchtigt. Mit der folgenden Stufe von 50 lx kam es dann wieder zu einem entsprechenden Abfall (durchgezogene Kurve in Abb. 4). Wurde die Zeit für die Einwirkung der einzelnen Beleuchtungsgrade verlängert, so war die Verkleinerung der einzelnen ERG mit steigender Beleuchtungsstärke nicht mehr so groß.

Mit dem Beginn der HA wurde am Ende eines jeden Lichtreizes im ERG eine positive Schwankung (d-Welle) sichtbar. Schon zum frühesten Zeitpunkt, nach 7 s, bei dem im Verlauf der HA die Reaktion der Retina auf Belichtung an Hand des ERG untersucht werden konnte, zeigte sich diese positive, herkömmlich off-Effekt genannte Welle. Zwar wiesen schon einige der noch unter DA-Bedingungen registrierten ERG auch schon eine mehr oder weniger deutliche d-Welle auf. Sie zeigte sich dann meistens entweder als eine Verzögerung des b-Wellenabfalls oder als eine flache, rundliche Erhebung darüber. Es genügte aber schon eine weitere Belichtung, um diesen off-Effekt auch unter DA-Bedingungen steiler und höher werden zu lassen. Eine Belichtung von 0,5 s besitzt bereits einen helladaptierenden Effekt. Auch noch die d-Welle des 1. unter HA-Bedingungen registrierten ERG erwies sich als ein vorwiegend rundlicher Buckel mit fast gleichmäßigem Anstieg und Abfall. Im Verlauf der HA wurde die d-Welle sodann rasch größer und spitzer. Der ansteigende Kurventeil richtete sich dabei steil auf, endete in einer Spitze und von hier aus kehrte die Kurve dann in sanfterem Abfall zur Nulllinie zurück. Nach einer Adaptationszeit von 3—4 min erreichte die d-Welle in einer überwiegenden Mehrzahl der Versuche ihr Maximum (Abb. 6). Bei 10 Versuchen wurde der Maximalwert erst nach 5 min und später gemessen,

während eine kürzere Zeit als 2 min nur in 5 Versuchen beobachtet wurde.

Wurde jedoch die HA nach etwa 6 min abgebrochen, so zeigte nach wieder-ingetretener Dunkelheit das 1. ERG einen off-Effekt, der an Größe bis dahin nicht erreicht worden war. Doch diese Erscheinung war flüchtiger Natur. Schon bei der 30 s später erfolgenden Belichtung hatte der off-Effekt dann höchstens noch die halbe Größe und nach weiteren 3 min war er nur noch als kleine Erhebung sichtbar. — Anders verhielt sich die d-Welle bei den Versuchen, bei denen die „Treppe der Adaptationslicht-veränderung“ von 5—600 lx sowohl hinauf wie hinunter gegangen wurde. Nach 30 s bei 50 lx erreichte die d-Welle ihren vorläufig größten Wert. Im weiteren Verlauf des Versuchs nahm ihre Größe dann wieder ab, gemäß der allgemeinen Verkleinerung der ERG, und in gleicher Weise nahm sie wieder an Größe zu, wenn das ERG bei kleiner werdendem Adaptationslicht allgemein größer wurde. Bei dieser Bewegung erreichte sie nach 10 min HA und auch wieder bei 50 lx ihr endgültiges und absolutes Maximum. Im Anschluß daran erfolgte dann allerdings ein beschleunigter Abfall. Zur Veranschaulichung dieser Beobachtung sei auf die Abb. 4 verwiesen, in der die gestrichelte Kurve die Werte für Höhe der d-Welle in % des größten Meßwertes wiedergibt.

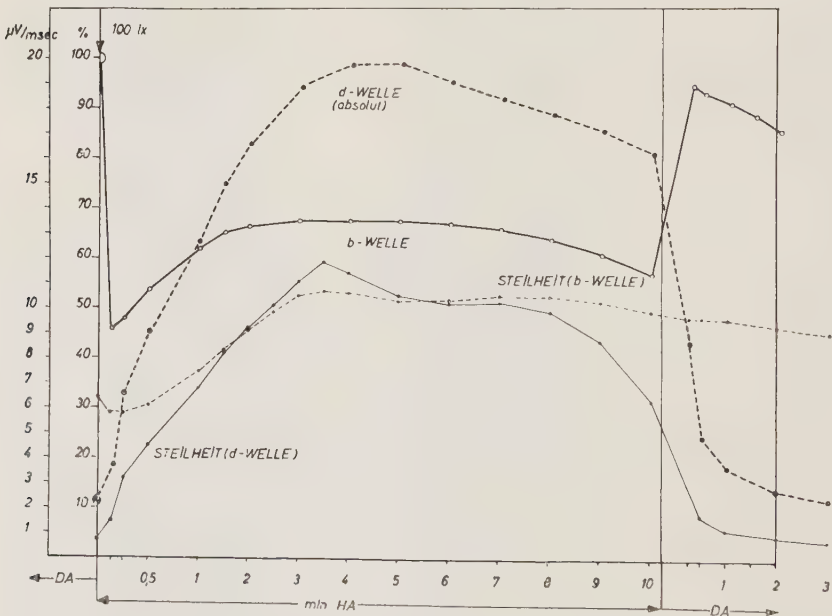


Abb. 6. b- und d-Welle in ihrem Verhalten bei plötzlicher Erhöhung des Beleuchtungs-grades auf 100 lx und im Verlauf der anschließenden HA. Die b-Welle steigt nach der anfänglich starken Verkleinerung ziemlich rasch wieder an. Gleichzeitig entwickelt sich ein hoher steiler off-Effekt (d-Welle absolut), der hier nach etwa 4 min sein Maximum durchläuft. Die Steilheit folgt in beiden Fällen den Amplitudenveränderungen. b- und d-Welle in % ihres Maximums und die Steilheit beider Wellen ($\mu V/ms$) sind auf der Ordinate, die Zeit der HA ist auf der Abszisse abgetragen.

Zur Auswertung der d-Wellenamplitude wurde so vorgegangen, daß nur die Erhebung über den abfallenden Kurventeil des ERG gemessen wurde. Als Grundlinie diente bei diesen Messungen die Linie, die als Parallele durch den Anfangspunkt der positiven Verdunklungsschwankung geht. Der Abstand von dieser Linie bis zum Gipfel der d-Welle wurde gewertet und als „d-absolut“ bezeichnet.

Abb. 6 soll für die Versuche bei 100 lx Adaptationsbeleuchtungsstärke den Verlauf der Größenänderung der d-Welle zeigen. Wie aus dem Diagramm hervorgeht, wird das Maximum der d-Wellenhöhe nach 4 min erreicht. Die Kurve der d-Wellenhöhe geht bei diesen Versuchsbeispielen bald nach Erreichen des Gipfelpunktes in einen sanften Abfall über. Das war jedoch nicht immer der Fall; denn in vielen Versuchen hielt sich nämlich die Höhe der d-Welle bis zum Ende der Beobachtungszeit ziemlich konstant (Abb. 7).

Die Latenz der d-Welle änderte sich mit den wechselnden Adaptationsbedingungen auffallend. Diese Änderung der Latenzzeit ging ziemlich rasch vor sich; sie war beim Übergang von einem Adaptationszustand in den anderen, nach 1 min, spätestens nach 2 min abgeschlossen. Im ERG des helladaptierten Froschauges lagen die Meßwerte zwischen 35–55 ms, nach 1 bzw. 2 min DA wurden Werte zwischen 80–150 ms gemessen. Ebenso verkürzte sich die Anstiegsdauer der d-Welle beim Übergang vom Dunklen ins Helle, und zwar meistens um 30–50 ms. Bei HA lag dagegen kein Wert unter 50 ms.

Die Bestimmung der Anstiegsdauer des off-Effekts vom DA-ERG war insofern schwierig, weil es hier vielfach zum Verschmelzen mit einem im

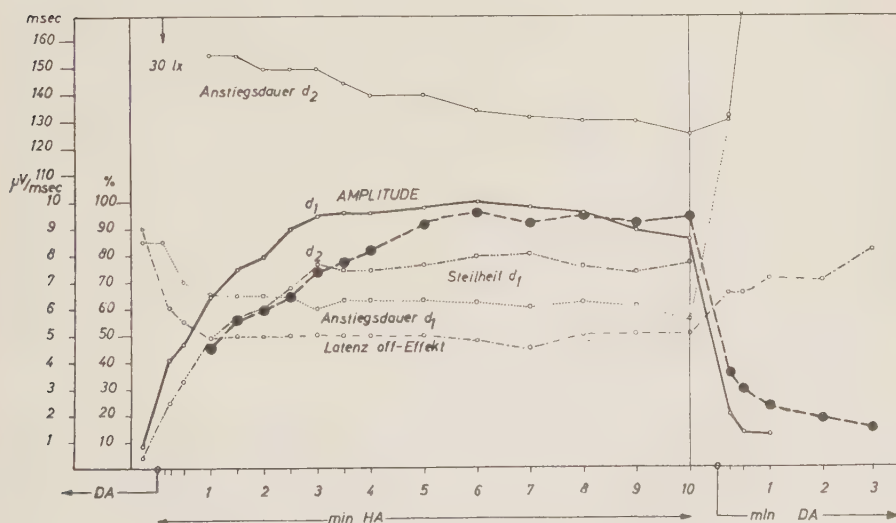


Abb. 7. Das Verhalten des doppelten off-Effekts im Verlauf der HA (Beleuchtungsstärke = 30 lx). Mit der 4. Belichtung wird der 2. Höcker (gestrichelte Linie mit dicken Punkten) deutlich von dem 1. abgegrenzt (ausgezogene Linie). d_2 ist am Schluß größer als d_1 . Die Latenz verkürzt sich mit einsetzender HA. Die Anstiegsdauer von d_2 erweist sich besonders nach Wiedereintritt der DA als mit der Anstiegsdauer des gesamten off-Effekts identisch.

abfallenden Schenkel der d-Welle vorkommenden zweiten Höcker kam und man in vielen Fällen schwer entscheiden konnte, bis zu welchem Punkt zu messen sei. Da es sich aber bei dem 2. Höcker in der d-Welle um einen von dieser Welle nicht zu trennenden Bestandteil des ERG handelt, der dazu noch von wesentlicher Bedeutung für die Konturierung des off-Effekts im Dunkel-ERG überhaupt ist, sollte man von einer unbedingten Unterscheidung der beiden Höcker immer dann absehen, wenn man sie nicht streng voneinander trennen kann. Es wurden für die gemachten Aussagen nur die Kurven verwandt, bei denen die Verhältnisse klar lagen oder überhaupt nur eine einzige Erhebung sichtbar war. So kann man für die Anstiegsdauer der d-Welle bei DA 80—110 ms annehmen.

d- und a-Welle zeigten bei einigen Versuchen ein nicht zu übersehendes *gegenseiniges* Verhalten. So erfuhr die d-Welle eine deutliche Amplitudenverminderung, wenn man statt von 50 auf 100 lx von 50 auf 5 lx zurückging, während die a-Welle dabei viel tiefer wurde. An anderer Stelle war die d-Welle mit wiedereingetretener DA schon bei der 1. Belichtung verschwunden, während gleichzeitig die a-Welle abnorm tief geworden war.

Die Kurve für die Steilheit folgte der Höhe der d-Welle, wie es nach den bisherigen Befunden nicht anders zu erwarten war. Bei diesen Experimenten trat im Verlauf nahezu aller Versuche zu irgendeinem Zeitpunkt im abfallenden Schenkel der d-Welle der oben erwähnte 2. Höcker auf. Bei manchen Versuchen, bei denen der 2. Höcker in der d-Welle nicht direkt augenscheinlich wurde, sprachen doch alle Anzeichen dafür, daß zumindest eine Tendenz zu dessen Ausbildung vorhanden war. Der Zeitpunkt, zu dem der 2. Höcker auftritt, ist nicht festzulegen. Meistens war er schon eher als der 1. Höcker da und zwar bei der 1. Belichtung unter DA. Verschiedentlich trat er bei der 1. Belichtung mit beginnender HA auf, dann wieder 2—3 min nach deren Beginn. Mit dem Verlauf der HA setzte er sich jedoch in jedem Fall deutlicher von der Anfangserhebung des off-Effekts ab. Während die 1. steile Erhebung der d-Welle in weitem Ausmaße die beschriebenen Größenveränderungen durchmachte, änderte sich die 2. Erhebung in nennenswerterem Ausmaße nur in einigen Fällen. Beide können sich dann gegensinnig verändern, so daß am Ende die 2. Erhebung größer war als die 1. Das war nach Wiedereinsetzender Dunkelheit am Ende der Hellperiode fast immer der Fall (Beispiel 1, 3 u. 4 in Abb. 8). In Abb. 7 ist die Veränderung beider Erhebungen kurvenmäßig dargestellt und in Abb. 8 sind weitere Beispiele für diese Formänderungen des off-Effekts gegeben.

Aus dem für das 1. HA-ERG für die d-Welle beschriebenen vorwiegend rundlichen Buckel mit gleichmäßigem Anstieg und Abfall schoß schon häufig bei der nächstfolgenden Belichtung eine spitze Erhebung hervor, die im wesentlichen die Form des off-Effekts während der HA bestimmt. Der Rest jenes Buckels zeigte sich dann meistens so, daß der rasche Abfall der spitzen Erhebung auf halber Höhe des absteigenden Schenkels halt machte, um sich von hier aus als der ursprüngliche Buckel in Form einer Kurve mit sehr zögerndem, flachen Abfall bis zur Nulllinie fortzusetzen

(vgl. Abb. 8 obere Reihe, 4. Kurve). In anderen Fällen nahm der Abfall schon von der Spitze aus einen sehr zögernden, langsamen Verlauf, so daß der off-Effekt dadurch sehr breit erschien. Unter den folgenden Belichtungen wuchs dann aus diesem „überhöhten“ Abgang der 2. Höcker hervor. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, als ob es sich hier um einen 2. off-Effekt handle, der zu seiner Ausbildung nur eine viel längere Zeit gebraucht als der 1. Höcker. Es ist jedoch wahrscheinlicher, daß nicht dieser 2. Höcker sekundärer Natur ist, sondern daß sich im Gegenteil der spitze Anteil zu diesem trägeren Höcker hinzugesellt. Im Verlauf der HA bildete sich der hohe Anteil sehr schnell aus und erschien somit vor dem flacheren Anteil. Jedenfalls spricht die Erhebung des 2. Höckers aus dem überhöhten Abfall des steilen spitzen off-Effekts dafür, daß auch bei den Kurven, bei denen dieser Höcker nicht deutlich sichtbar wurde, sich ein solcher langsamer Anteil in dem gedehnten Abfall des off-Effekts verbirgt. Das gleiche geht auch aus der Beobachtung hervor, daß der 2. Höcker bei Größerwerden der 1. steilen Erhebung völlig wieder in dessen Abfall verschwinden kann. Es bot sich dann wieder das Bild des zwar hohen und spitzen off-Effekts, der aber durch seinen langsamen, trägen Abfall eine sehr breite Basis hat. (Beispiele 5 in Abb. 8). An dieser Stelle sei noch einmal auf die Beobachtung hingewiesen, die bei Unterbrechung der HA nach etwa 6 min gemacht wurde. Erwies sich der off-Effekt bei der 1. Belichtung nach 15 s DA als sehr hoch und spitz, so ließ sich dieser off-Effekt schon bei der nächsten Belichtung nicht mehr beobachten und es blieb lediglich ein rundlicher Buckel übrig, der dem off-Effekt im 1. ERG zu Beginn der HA zum Verwechseln ähnlich sah. Bei der Betrachtung der successiv registrierten ERG gewinnt man den Eindruck, als ob der off-Effekt zum Kurvenende herunter- und in sich zusammenfalle.

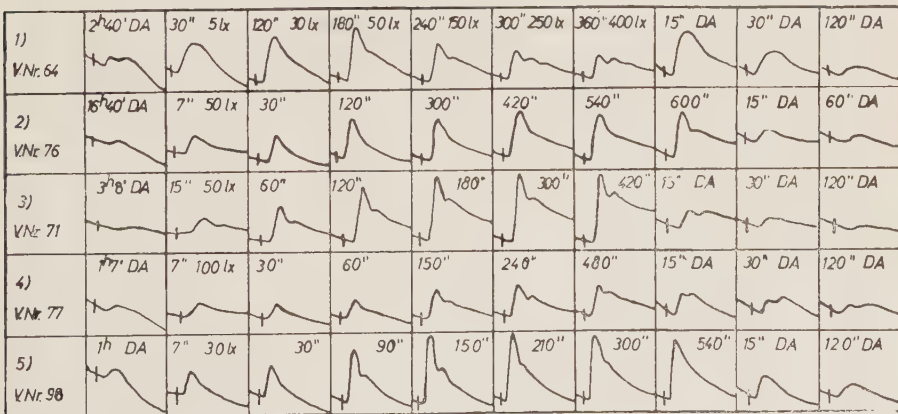


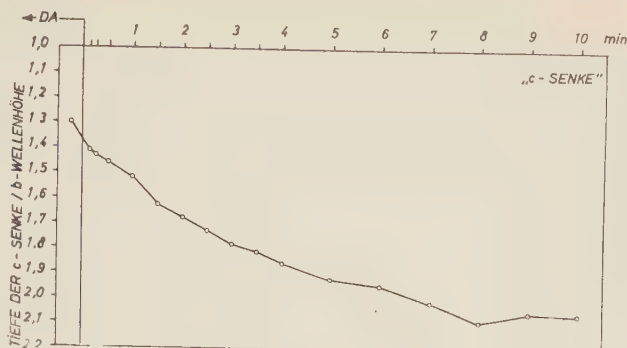
Abb. 8. Der doppelte off-Effekt und seine Veränderung im Verlauf der HA und beim Übergang zur DA. (Die Kurven sind nach Originalversuchen durchgepaust.) Der senkrechte Strich bedeutet jeweils das Ende des Lichtreizes. Bei 1) wurde im Verlauf der HA die Beleuchtungsstärke des Adaptationslichtes verändert, während sie bei den anderen Beispielen konstant blieb. Die einzelnen Formen des off-Effekts sind im Text beschrieben. Zu beachten sind der doppelte off-Effekt in Beispiel 1) noch unter DA-Bedingungen und der plötzliche Steilheitsverlust bei Wiedereintritt der DA bei allen Beispielen.

Zeitlich gesehen rückte der 2. Höcker meistens im Verlauf der HA näher an den ersten heran. In einigen Fällen kam es zum Verschmelzen beider, besonders dann, wenn bei sehr starker Adaptationsbeleuchtung das ERG nicht sehr groß ist. In bestimmten Grenzen ergab sich eine Abhängigkeit der Form des off-Effekts vom Adaptationsbeleuchtungsgrad. So kam es bei geringer Beleuchtungsstärke von 5—10 lx regelmäßig nicht zu der beschriebenen Formänderung der d-Welle. Der runde Buckel des 1. „Hell-ERG“ blieb charakteristisches Formmerkmal der d-Welle für die ganze Versuchsdauer, wenn der Adaptationsgrad nicht mehr verändert wurde. Die Steilheit nahm mit dem Verlauf der HA zu und es ließ sich auch gegebenenfalls eine Gipfeltrennung beobachten. Ein Höher- und Spitzerwerden erfolgte etwa erst von 30 lx an (vgl. Versuchsbeispiele in Abb. 8). Auch am Ende eines solchen Versuchs, bei dem vorher die Beleuchtungsstärke des Adaptationslichtes auf 600 lx erhöht worden war, verschwand der hohe und spitze Anteil des off-Effekts wieder, wenn der Beleuchtungsgrad von 10 oder 5 lx erreicht war. Aus diesen Beobachtungen läßt sich also erkennen, daß der off-Effekt mindestens aus 2 Anteilen besteht. Im Verlauf der HA bildet sich ein hoher spitzer Anteil mit kurzer Latenzzeit, kurzer Anstiegsdauer und entsprechend großer Steilheit aus. Daneben wird ein viel trägerer Anteil beobachtet mit langer Anstiegsdauer und geringerer Steilheit, der jedoch nach einsetzender DA noch länger fortbesteht, wenn der hohe spitze Anteil bereits wieder verschwunden ist.

Nicht ganz so häufig wie der 2. Höcker im off-Effekt wurde auch auf der Höhe der b-Welle eine Höckerbildung sichtbar. Es ist nicht zweckmäßig, von einer „Mehrgipfligkeit“ zu sprechen, da die eigentliche Kontur der b-Welle mit einem absoluten Gipfelpunkt trotz dieser Zacken gewahrt bleibt. Interessanterweise schließen die Höcker in der b-Welle die Höckerbildung im off-Effekt nicht aus oder umgekehrt. Das ist nach dem für den 2. Höcker im off-Effekt gesagten auch nicht zu erwarten. Die Erscheinung an der b-Welle ließ im Verlauf des Adaptationsgeschehens keine Veränderung beobachten. Sie blieb von dem Augenblick des Auftretens an völlig konstant, sofern man von Größenveränderungen absieht. Im einzelnen wurden 4—6 Höcker über der Höhe und dem Abfall der b-Welle deutlich. Mitunter war diese Erscheinung für die ganze Dauer des Versuchs sichtbar oder aber sie verschwand nach 4 oder 5 Belichtungen, bzw. trat erst zu diesem Zeitpunkt auf.

Ein bemerkenswerter Befund wurde auch an dem sich der b-Welle anschließenden und allgemein als c-Welle bezeichneten Kurvenabschnitt erhoben. Der tiefste Punkt dieses Kurvenabschnittes im Augenblick der Erhebung des off-Effekts rückte nämlich im Verlauf der HA immer näher an die Nulllinie heran. Um diese Beobachtung sicher fassen zu können, wurde der Abstand dieses Punktes von der Nulllinie gemessen und zu der Höhe der b-Welle als Bezugsgröße in Beziehung gebracht (vgl. Diagramm in Abb. 9). Dieses Auswertverfahren schloß eine evtl. mögliche Täuschung

Abb. 9. Graphische Darstellung der „c-Wellenbewegung“. Um das „Tieferrücken“ deutlich zeigen zu können, wurde der 4. Quadrant gewählt. Auf der Ordinate ist das Verhältnis b-Höhe/c-Höhe, auf der Abszisse die Zeit in min abgetragen.



aus, der man sonst durch ein Kleinerwerden des Gesamt-ERG und dem damit verbundenen relativen Tieferrücken dieser Kurvenstelle unterliegen könnte. Der Quotient, gebildet aus der Höhe der b-Welle und dem Abstand vom tiefsten Punkt der c-Welle bis zur Nulllinie, veränderte sich im Laufe der Adaptation so, daß er mit der fortschreitenden HA größer wurde. Im Durchschnitt wuchs er von 1 auf 2 an, nicht selten am Ende der HA auf 3. In dem Diagramm in Abb. 9 ist diese Bewegung der c-Welle an Hand der Mittelwerte aus 21 Versuchen graphisch dargestellt. Auf der Ordinate ist der Quotient b-Wellenhöhe/c-Wellenhöhe, auf der Abszisse die Zeit in min abgetragen.

Schließlich seien noch die Veränderungen beschrieben, die sich an der a-Welle mit der Änderung des Adaptationszustandes beobachten ließen. Schon bei oberflächlicher Betrachtung der Kurven wird der Wechsel im Erscheinungsbild der a-Welle deutlich. Unter den Bedingungen der DA wurde das ERG mit einer tiefen spitzen Eingangsschwankung eingeleitet, während im helladaptierten Auge auf Belichtung eine kleine, mehr muldenförmige a-Welle resultierte, bei der die tiefe Spitze der Dunkela-Welle fehlte (Abb. 10 und 11). Der Übergang von der einen in die andere Form erfolgte unverzüglich mit dem Wechsel der Adaptationsbedingungen und wurde im Hellen bereits 7 s nach Abschalten des Adaptationslichtes mit der 1. Reizbelichtung gefunden. Die Amplitude der a-Welle im gut dunkeladaptierten Auge betrug zu Beginn des Versuchs im Durchschnitt $120 \mu V$, während für die Amplitude der kleinen Hell-a-Welle 2 min nach Beginn der HA nur $55 \mu V$ als Mittelwert errechnet wurden. Im Verlauf der HA folgte die a-Welle bezüglich der Amplitudenverminderung oder -vergrößerung weitgehend den Veränderungen des Gesamt-ERG. Für die Frage, ob vielleicht der Unterschied zwischen der großen spitzen Dunkel-a-Welle und der kleinen Hell-a-Welle nicht lediglich durch eine Größenveränderung des Gesamt-ERG vorgetäuscht wird, ist von Interesse, daß sich a- und b-Welle auch gegensinnig und unabhängig voneinander jeweils beim Übergang vom Hellen ins Dunkle verändern können. Es scheint wesentlich zu sein, daß sich die b-Welle als klein und unscheinbar erweist, wenn die

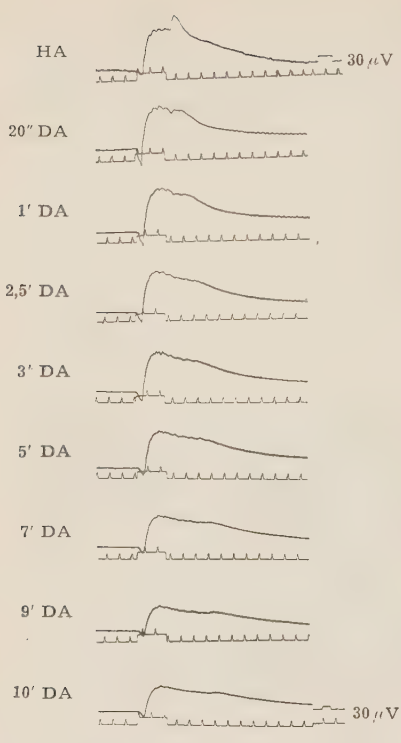
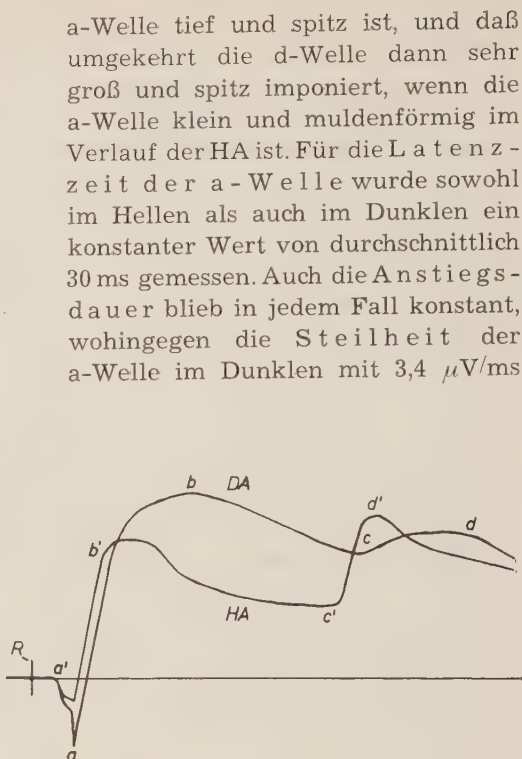


Abb. 10. Die abgebildete Kurvenschar zeigt die a-Welle beim Übergang von HA zur DA. Zu beachten ist die Stufenbildung in der a-Welle. Zeitschreibung ist: $\frac{1}{5}$ s.

Abb. 11. Stufenbildung in der a-Welle im Zusammenhang mit den anderen adaptionsbedingten Veränderungen im ERG (a, b, c und d = dunkeladaptierte Retina a', b', c' und d' = helladaptierte Retina).



wesentlich größer war als im Hellen mit $1,6 \mu\text{V/ms}$. Diesen Angaben liegen die oben erwähnten Durchschnittswerte für die Amplitude der a-Welle zugrunde. Die Kleinheit dieses Kurvenabschnittes stellte der Auswertung natürlich Schwierigkeiten entgegen und man ging infolgedessen leicht einen nicht unerheblichen Meßfehler ein. Die Amplitude der a-Welle unter Helladaptationsbedingungen überragte meistens kaum die Strichdicke des Kathodenstrahlleuchtflecks. Die hier gemachten Durchschnittsangaben wurden aus 20 Einzelmessungen errechnet. Mit großer Wahrscheinlichkeit können deshalb diese Werte auch für die anderen Kurven angenommen werden.

Nach Abschalten des Adaptationslichtes nach 6, längstens 16 min HA wurde das Auge erneut nach 15, 30, 60, 90 und 120 s belichtet und dann weiter in Abständen von einer Minute, solange der Zustand des Präparates es erlaubte. Schon das 1. ERG — 15 s nach Beginn der DA — zeigte wieder die tiefe und spitze a-Welle, die in 31 von 59 Versuchen ebenso groß war wie die a-Welle zu Beginn des Versuchs. In 17 Fällen war die a-Welle um mehr als 20 % des Anfangswertes vergrößert, die restlichen 11 zeigten eine Amplitudenverminderung. Im weiteren Verlauf

der DA nahm die Amplitude der a-Welle dann wieder ab und zwar in der Regel bis zum Ende der 2. min schneller als in der daran anschließenden Zeit. Mit größerer Sicherheit lassen sich jedoch diese Beobachtungen machen, wenn man die Reaktionen eines zu Beginn des Versuchs tageslichtadaptierten Auges im Verlauf der DA untersucht. Daß die Amplitudenveränderungen der a-Welle vom Adaptationsverlauf abhängig sind, wurde ebenfalls dann deutlich, wenn nach einigen min Dunkelheit, in denen sich die Amplitude der a-Welle sichtbar verkleinert hatte, wieder ein Hellintervall eingeschoben wurde. Sofort erschien im ERG die kleine muldenförmige oder zum mindesten weniger steile a-Welle und am Ende dieses Hellintervalls konnte — wieder in Dunkelheit registriert — eine Amplitudenvergrößerung der tiefen und spitzen Dunkel-a-Welle beobachtet werden. Dieser Effekt ist auch am gleichen Präparat wiederholt reproduzierbar.

Sehr deutlich zeigte sich mitunter ein mehr oder weniger scharfer Knick im abfallenden Schenkel der a-Welle des dunkeladaptierten Auges, der auch in der Hell-a-Welle zu erkennen war. Diese Beobachtung wurde im Verlauf der vorliegenden Untersuchungen von 100 Fällen 27 mal mit Sicherheit gemacht. Im leichten Bogen — zur Nulllinie konkav — senkte sich die a-Welle zunächst bis zur Hälfte ihres Ausschlages oder etwas tiefer, um dann ganz abrupt in eine scharfe Spitze auszulaufen. Zwischen beiden Teilen, dem mehr oder weniger sanft und dem sehr steil abfallenden Anteil liegt also ein deutlicher Knick.

Im ERG des helladaptierten Auges verlief der 2. Teil vom Knick an wagerecht. Die scharfe Spitze schien abgebrochen zu sein. Die a-Welle im hell- und dunkeladaptierten Auge unterschied sich nicht nur durch die verschiedene Größe, sondern auch in ihrer Form. Die in Abb. 10 aufgeführte Kurvenschar zeigt dieses Verhalten deutlich, das in Abb. 11 noch einmal in vergrößertem Maßstab dargestellt ist.

Besprechung der Ergebnisse

Die Frage, welche Zeit der Adaptationsprozeß in Anspruch nimmt oder m. a. W. wann der neue Adaptationszustand als vollständig anzusehen ist, ist zwar vielfach untersucht, jedoch mit ebensoviel Antworten belegt worden. Es wurde dabei entweder nach verschiedenen langen HA-Intervallen die Verzögerung der Sehpurpuregeneration, Empfindlichkeitsschwellenveränderungen oder Veränderungen der elektrischen Antwort als Maßstab genommen. Nach *Thompson*⁷⁹ ist die HA nach 15 min noch nicht beendet. *Thompson*⁷⁹ bestätigt damit die Befunde von *Clark*²⁰, *Lohmann*⁵⁵, *Achmatov*¹ und *Semeonoff*⁷⁵. *Lohmann*⁵⁵ fand 1907 ein Fortschreiten der HA noch nach 60 min, und *Achmatov*¹ stellte seinerseits fest, daß selbst nach 24 h noch kein endgültiger Ruhezustand eingetreten ist, was ebenso aus den Beobachtungen von *Clark*, *Johnson* und *Dreher*²⁰ hervorgeht. Eine andere Meinung vertreten dagegen *Haig*⁴² sowie *Alpern* und *Favis*³. *Haig*⁴² stellte 1941 fest, daß eine Verlängerung des HA-Intervalls über

4 min hinaus keinen Einfluß auf die Geschwindigkeit der Empfindlichkeitszunahme in der anschließenden Dunkelperiode hat, während *Alpern* und *Favis*³ auf Grund ihrer elektroretinographischen Untersuchungen am Menschenauge die HA nach 10 min für vollständig halten. — *Haig*⁴² wie *Thompson*⁷⁹ stellen aber beide die Bedeutung einer Präadaptationsperiode heraus, und zwar ist nach *Haig*⁴² nicht nur die Dauer, sondern auch die Intensität der Beleuchtung in dieser Periode von maßgeblicher Bedeutung. Bei den vorliegenden Versuchen entspricht diese Präadaptationsperiode etwa dem Aufenthalt der Versuchstiere im Dämmerlicht des Tierkellers.

Entsprechend der Tatsache, daß nach 20 min durch Steigerung der Reizenergie kein weiterer Zuwachs der Potentialhöhe im ERG erzielbar war, hielt *Granit*³² die DA nach 20 min für abgeschlossen. Diese Feststellung bestätigen auch die vorliegenden Ergebnisse, nach denen der DA-Prozeß nach einem Dunkelaufenthalt von 30 min auf jeden Fall abgeschlossen zu sein scheint. Eine Wirkung des roten Präparationslichtes auf den Adaptationsprozeß wurde nicht festgestellt. Dieser evtl. mögliche Einfluß konnte vernachlässigt werden, wie es bei ähnlichen Versuchen auch *Granit* und *Riddell*³⁸ getan haben.

Im Verlauf der HA lassen sich zwei verschiedene Arten von Veränderungen im ERG beobachten. Sofort mit dem Beginn des kontinuierlichen Reizes, der das Adaptationslicht darstellt, tritt eine Verminderung der b-Wellenhöhe ein; gleichzeitig ist die a-Welle um mehr als die Hälfte vermindert. Diese beiden Erscheinungen treten sofort auf und entsprechend findet sich nach Wiedereintritt der Dunkelheit auf einen erneuten Reiz hin ebenso schnell eine vergrößerte b-Welle und eine tiefe und spitze a-Welle. Die andere Art der Veränderung betrifft auch wiederum die b-Welle, im wesentlichen aber die d-Welle. Die b-Welle wächst bis zur 4. min der HA etwa mit jeder Belichtung wieder ständig an. In dieser Zeit erreicht auch der off-Effekt sein Maximum. Von da an scheint ein „steady state“ im retinalen Geschehen erreicht zu sein. Die Bewertung der sich anschließenden Erscheinungen muß allerdings mit großer Vorsicht erfolgen; denn es läßt sich nicht abgrenzen, wann und in welcher Form sich hier Absterbeerscheinungen bemerkbar machen. Wenn auch die Präparate über lange Zeiten noch erregbar bleiben und sich ein ERG weiterhin gut auslösen läßt, muß für die Beurteilung dieser Antworten doch immer berücksichtigt werden, daß es mit fortschreitender Zeit auch zu unvermeidlichen Veränderungen in allen Schichten der Retina kommen muß, die u. U. die Form der Antwort stark beeinflussen können. Für den Adaptationsprozeß sind jedoch wahrscheinlich im wesentlichen nur die ersten 4 min von Bedeutung. Die Reduktion der Phase P_{II} und damit der b-Welle unter HA ist allgemein bekannt. In diesem Zusammenhang darf aber nicht der Hinweis von *Best*¹¹ übersehen werden, daß zur Erzeugung einer b-Welle im hell- wie im dunkeladaptierten Zustand stets die Reizleuchtdichte um den gleichen Betrag über der Unterschiedsschwellenreizleuchtdichte liegen muß. Diese ist jedoch bei der HA kleiner als bei DA, so daß darin der Grund für die b-Wellenverkleinerung im HA-ERG erblickt werden könnte. Doch erinnert das Anwachsen der b-Potentiale in den ersten 4 min an zwei andere Versuchsergebnisse. 1937

beschrieben *Granit* und *Therman*⁴⁰, daß die b-Welle eines 1. Reizes in ihrem abfallenden Schenkel für einen 2. Reiz sozusagen „refraktär“ ist. Erst mit zunehmendem Abstand kann ein 2. Reiz wieder eine eigene vollständige b-Welle auslösen. Das kann aber nicht die Erklärung für die Verkleinerung der b-Welle im ERG bei den jeweiligen HA-Beleuchtungsstärken sein, da die Zeitverhältnisse ganz anders liegen, obwohl eine Auswirkung des andauernden Adaptationslichtes auf die Antwort der Einzelreize schon vorhanden sein muß. Die gleichen Versuchsbedingungen, unter denen die vorliegenden Versuchsergebnisse erzielt wurden, wurden schon von *Therman*⁷⁸ 1938 verwandt. *Therman*⁷⁸ superponierte einem kontinuierlichen Adaptationslicht Einzelblitze und untersuchte dabei zusätzlich die Wirkung des Adrenalins auf das ERG. Von Einzelblitz zu Einzelblitz wurden die b-Wellen — entlang der sich infolge des kontinuierlichen Lichtreizes ausbildenden c-Welle — immer größer. Da die allgemeine Adrenalinwirkung in einer Verkleinerung der b-Welle und einer allgemeinen Verlangsamung besteht, konnte diese Wirkung nur der durch Adrenalin hervorgerufenen Phase P_I , also der c-Welle zugeschrieben werden. Bei genauer Betrachtung der zum Vergleich bei *Therman*⁷⁸ abgebildeten Kurven ohne Adrenalin fällt aber gleichfalls ein ebenso deutliches Anwachsen der b-Wellen von Einzelblitz zu Einzelblitz auf, obwohl die dem kontinuierlichen Reiz entsprechende c-Welle fehlt. Wenn aber die b-Welle als Ausdruck einer allgemeinen Erregbarkeit gilt, muß der Befund des Größerwerdens der b-Welle dann als eine Erregbarkeitssteigerung gedeutet werden.

Die Folge eines starken Lichtreizes auf ein dunkeladaptiertes Auge wird allgemein als Blendung bezeichnet; Blendung kann man als eine gröbliche Störung des örtlichen und zeitlichen Adaptationszustandes bezeichnen. Nach *Schouten*⁷² setzt unmittelbar mit dem Beginn eines Reizes und unabhängig davon, ein wie großes Areal belichtet wird, in der Netzhaut ein Vorgang ein, den er α -Adaptation bezeichnet und den er von der später einsetzenden eigentlichen Adaptation abgrenzt. Diese α -Adaptation soll ein neuraler Mechanismus sein, vielleicht ein Sperrmechanismus, der mit den „hemmenden“ Vorgängen in der Retina möglicherweise eng verbunden ist. Es ist ohne Belang, ob man nun einen speziellen Blendungsmechanismus annehmen oder aber nur von Hemmung sprechen will. Der Ausdruck einer solchen Hemmung ist die unter HA stark vergrößerte negative Komponente P_{III} und der Einfluß dieser Phase auf die positive Phase P_{II} ist genügend oft experimentell bewiesen worden (*Granit* und *Therman*⁴⁰, *Müller-Limmroth* und *Andrée*⁶⁰, *Müller-Limmroth* und *Wirth*⁶²). Jedenfalls kommt in dem Anwachsen der b-Welle die „Erholung“ von diesem initialen Geschehen zum Ausdruck. Ob dieser Vorgang durch P_I irgendwie beschleunigt wird, kann aus den Kurven nicht abgelesen werden. Die Vermutung von *Granit*³³, daß P_I in gewissen Grenzen die Refraktärität des Sehapparates kompensieren kann und dadurch das Auge eher wieder zum Deutlichsehen befähigt, mag richtig sein; dafür sprechen auch die Ergebnisse von *Boehm*, *Sigg* und *Monnier*¹² und von

Bürgi und Boehm¹⁷. Das unter HA von Einzelreiz zu Einzelreiz festzustellende Anwachsen der b-Welle kann aber nicht als Beweis für die P₁-Wirkung angenommen werden. Ein Anwachsen der b-Potentiale im Zusammenhang mit photochemischen Umsetzungen ist zu diesem Zeitpunkt unwahrscheinlich.

Es zeigt sich nun eine gewisse Beziehung zwischen der Höhe der Adaptationsbeleuchtungsstärke und dem Grad der initialen b-Wellenverminderung und zwar ist die b-Wellenverkleinerung um so stärker, je größer das Adaptationslicht ist. Eine andere Versuchsreihe ergab eine stufenweise Reduktion der b-Wellenhöhe parallel der ebenso stufenweise erfolgenden Adaptationslichterhöhung. Wenn man von dem Blendeffekt absieht, so scheint die b-Wellenhöhe weniger der höheren Adaptationsbeleuchtungsstärke zugehören, als der im Vergleich dazu geringer gewordenen Reizintensität des Testlichtes. Nun ist seit Dewar und M'Kendrick²¹ allgemein bekannt, daß die Größe des ERG von der Reizintensität abhängig ist. Bei schwachen Reizen ist die Höhe der b-Welle der Quadratwurzel, bei starken Reizen dem Logarithmus der Reizintensität proportional (Chaffee und Hampson¹⁸, Müller-Limmroth⁵⁸). Wenn man nun die bei diesen Versuchen gefundenen Werte für die b-Welle dem Quotienten aus Reiz und Grundbelichtung gegenüberstellt, so ergibt sich eine gute Übereinstimmung. Das Verhältnis von Reiz zur Grundbeleuchtung ist die relative Reizstärke, der die Höhe der b-Welle direkt proportional ist. Auch die von Best¹¹ ausgesprochene Vermutung bezüglich b-Wellenhöhe und Reizleuchtdichte wird durch dieses Ergebnis gestützt.

Die 2. mit dem Verlauf der HA deutlicher werdende Erscheinung betrifft den off-Effekt (d-Welle). Der große off-Effekt wurde eingangs ausführlich als Kriterium der hell-adaptierten I-Retina beschrieben. 3—4 min vergehen im allgemeinen, bis dieser off-Effekt seine größte Höhe erreicht hat, und wenn man von den Veränderungen am abfallenden Schenkel der b-Welle („c-Senke“) absieht, da zumindest die Deutung dieser Erscheinung unsicher ist, so mag dieser Augenblick das Ende des HA-Prozesses anzeigen. Aber auch dann, wenn das Tieferwerden der c-Senke mit Ausdruck des HA-Prozesses ist, sprechen beide Ergebnisse dafür, daß die HA ein schneller Vorgang ist, der spätestens in 10 min beendet ist. Diese Ergebnisse stehen in gutem Einklang mit den Befunden von Haig⁴² und Alpern und Favis³. Eine Analyse der Einzelmechanismen des Adaptationsvorganges muß spezielleren Untersuchungen vorbehalten bleiben und erfordert — wie Granit³³ es ausgesprochen hat — Experimente an isolierten Rezeptoren. Es mag hier noch erwähnt werden, daß das Ausschalten des Adaptationslichtes — bei $\frac{1}{20}$ der normalen Empfindlichkeit registriert — einen sehr großen off-Effekt ergab. Übergroße off-Effekte traten auch auf, wenn die Helladaptation nach 6 min unterbrochen wurde; ein solcher off-Effekt ließ sich jedoch höchstens über 2 Belichtungen beobachten. — Aus diesen Beobachtungen kann gefolgert werden, daß die Einwirkung eines kontinuierlichen Lichtes, m. a. W., daß die HA die Retina in einen Zustand versetzt, der sie befähigt, am Ende dieser Einwirkung einen

großen off-Effekt zu produzieren. Dieser Helladaptationswirkung ist die anodische Wirkung auf die off-Elemente bei konstanter Durchströmung vergleichbar; denn die off-Elemente werden unter der Anode erregt (*Granit* ³⁴). Der hohe off-Effekt unter DA-Bedingungen nach einem 6 min andauernden Hellintervall mag andeuten, welche nachhaltende Wirkung die Adaptationseffekte in der Retina unter HA haben. Die off-Prozesse sind so „eingefahren“, daß jetzt unter an und für sich für den off-Effekt vermindernden Bedingungen ein Lichtblitz von gleicher Dauer und Intensität noch einen überaus großen off-Effekt verursachen kann, der zu den off-Effekten der vorausgehenden ERG in keinem Verhältnis steht. Diese Beobachtung ist auch noch insofern interessant, als unter DA-Bedingungen ein schwacher Reiz einen hohen off-Effekt haben soll, während ein starker Reiz infolge der „postexcitatorischen Hemmung“ einen weniger großen off-Effekt hervorbringt (*Granit* ³³, *Granit und Munsterhjelm* ³⁶, *Granit und Riddell* ³⁸).

Für das Auftreten eines off-Effekts ist einmal das Zurückschwingen der Phase P_{III} und zum anderen eine Reaktivierung der Phase P_{II} verantwortlich, und es ist bisher in der Literatur nichts bekannt geworden, das diese Hypothese in irgendeiner Weise einschränken könnte. Sehr kompliziert allerdings sind die Verhältnisse in bezug auf Mehrfachwellen, die den off-Effekt aufgesplittert erscheinen lassen. Der doppelte off-Effekt, wie er zuerst von *Smit* ⁷⁶ beschrieben wurde, mag ahnen lassen, welch komplexes Geschehen sich hier abspielt; sicher zeigt sich im off-Effekt, der übrigens nach den Untersuchungen akustischer Art am Katzenohr von *Bremer* ¹⁵ nicht als eine spezifische Leistung der Retina angesehen werden darf, — nicht nur die Tätigkeit einer Gruppe von Rezeptoren, sondern es spiegelt sich hier die Interaktion von wenigstens zwei verschiedenen Zellarten wieder, von der nach *Granit* ³³ sicher eine im Lager der Bipolaren, Horizontalen und Amakrinen zu suchen ist. 1937 schrieben allerdings *Granit und Wrede* ⁴¹ die beiden Einzelzacken des von ihnen beobachteten off-Effekts noch der spezifischen Leistung der Rezeptoren zu, und zwar den schnellen steilen off-Effekt den Zapfen und den langsamen trägen off-Effekt den Stäbchen. Ihre Beweisführung ist entsprechend ihrer Versuchsanordnung sehr einleuchtend. Die im Verlauf dieser Versuche gemachten Beobachtungen weichen von den von *Goto und Toida* ²⁸ beschriebenen insofern ab, als bei den letztgenannten Autoren der 2. Höcker im wesentlichen die der Adaptation folgenden Veränderungen durchmachte, was nach unseren Beobachtungen nur von dem 1. Höcker gesagt werden kann. Weiter kann auch nicht bestätigt werden, daß die Höcker — *Goto und Toida* ²⁸ beschreiben in der Regel 3 Höcker — in der Reihenfolge von hinten auftreten. In fast allen Versuchen wurde der 2. träge Höcker während der ganzen Versuchsdauer beobachtet. Erst im Verlauf der HA — bis zur 4. min anwachsend — gesellte sich der 1. schnelle Höcker hinzu, der spätestens mit dem Eintritt der DA wieder verschwand. Größenänderungen der 2. trägen Welle fanden nur in geringem Maße statt. Gute Übereinstimmung besteht in der Beschreibung des Verhaltens unter DA. Waren bei *Goto und Toida* ²⁸ besonders schwache Reize geeignet, eine auf-

gesplitterte d-Welle hervorzurufen, so fiel uns auf, daß ein hoher steiler off-Effekt, bedingt durch den 1. schnellen Höcker, erst von einer Belichtungsstärke von 30 lx an auftrat. Wir vermuten daher, daß der schnelle Höcker ein streng an HA-Bedingungen gebundener Teil des off-Effekts ist und als Ausdruck photopischer Aktivität aufgefaßt werden kann. Demgegenüber würde der 2. träge Anteil des off-Effekts dem skotopischen System zuzuschreiben sein, eine Folgerung, die mit den Ergebnissen von *Granit* und *Munsterhjelm*³⁶ gut übereinstimmt. Beide Systeme sind nebeneinander aktiv. Ein Versuch, die einzelnen Höcker mit den Teilkomponenten P_{II} und P_{III} oder vielleicht sogar mit P_I in Zusammenhang zu bringen, soll hier nicht unternommen werden, sagt *Granit*³⁵ doch selbst, daß die Differenzkonstruktion zur Erklärung der Mehrfachwellen nicht ausreicht.

Es mag noch von Interesse sein, daß sich die schnelle Komponente des off-Effekts als ebenso empfindlich erwies wie z. B. die Phase P_{II} selbst; das entspricht der Annahme von *Goto* und *Toida*²⁸, die das Aufsplittern der d-Welle mit P_{II} in Zusammenhang bringen wollten. Nicht zu übersehen ist aber demgegenüber das Ergebnis der gleichen Autoren, daß sich ein mehrfacher off-Effekt auch dann zeigte, wenn von P_{II} sonst keine Spur zu sehen war. Wäre die Annahme richtig, daß der schnelle off-Effekt photopischer und der langsame skotopischer Natur ist, dann steht auch diese Beobachtung wie manche andere, daß beide Systeme nebeneinander in Tätigkeit sein können — gemäß dem Nebeneinander der beiden sie verkörpernden bioelektrischen Wellen — in Widerspruch zu der Duplizitätstheorie des Sehens von *v. Kries*⁵⁰, die somit in ihrer ursprünglichen Form unter diesen Gesichtspunkten heute nicht mehr ihre volle Gültigkeit haben kann.

Mitunter traten auch multiple b-Wellen auf; eine wechselseitige Beziehung zu dem doppelten off-Effekt ließ sich nicht nachweisen, so daß von hier aus kein weiterer Hinweis auf die Natur solcher Erscheinungen gegeben werden kann. Eine direkte Abhängigkeit von der Reizintensität ließ sich bei diesen Versuchen nicht ableiten. Auch die dem „switchboard-Effekt“ zugrunde liegenden Ursachen dürften hier nicht von Bedeutung sein, da das Bild dieser Kurven im Vergleich zu den von *Granit* und *Munsterhjelm*³⁶ beschriebenen viel zu eintönig und gleichförmig ist. Eben- sowenig kommen synchronisierte Opticusimpulse als Erklärung für diese Wellenbildung in Frage. Eine hinreichende Deutung bildet aber die von *Müller-Limmroth*⁵⁸ geäußerte Meinung, daß nämlich diese Mehrfach-Wellen sich aus einer räumlichen Summation herleiten lassen, die wegen der anatomischen Kopplung von größeren Netzhautarealen durchaus möglich ist. Die von der Ableitungselektrode verschieden weit liegenden und einzelne b-Wellen ergebenden Retinaareale würden die Mehrfach-Wellen wegen der verschieden langen Leitungswege hinreichend erklären.

Während in einem DA-ERG die d-Welle sich kurz unter dem Gipfel der b-Welle aus deren absteigenden Schenkel erhebt, ist dieser Abgangspunkt nach einigen min HA bis unter die Hälfte der b-Wellenhöhe abge-

sunken. Bekanntlich wird der Kurvenabschnitt zwischen b-Welle und off-Effekt als c-Welle oder „sekundäre Erhebung“ bezeichnet, soweit eine solche vorhanden ist. In der helladaptierten I-Retina wird die sekundäre Erhebung meist vermißt. Auf Grund der Tatsache, daß bei den vorliegenden Versuchen sich die „c-Welle“ mit fortschreitender HA immer stärker neigte und somit der Abgangspunkt der d-Welle immer tiefer rückte, wurde diese Erscheinung „c-Senke“ genannt. Nach 8—10 min ist im Durchschnitt der tiefste Punkt erreicht. Vielleicht darf man auch in dieser Veränderung des ERG ein Kriterium fortschreitender HA erblicken. Eine Bewegung dieses Kurvenabschnittes in entgegengesetzter Richtung unter DA-Bedingungen wurde vereinzelt beobachtet. Es wird ein eventueller Zusammenhang mit der Phase P_I vermutet. Ein Tieferwerden der „c-Senke“ mag eine Vergrößerung der Latenz von P_I andeuten, die mit fortschreitender HA zunimmt. Die Frage bleibt offen, warum die c-Senke sich unter DA-Bedingungen nicht schneller wieder ausgleicht. Vermutlich wird dafür der biologische Zustand des Präparates verantwortlich sein.

Sehr auffällig sind die Veränderungen der a-Welle beim Adaptationswechsel, im besonderen auch wegen der Plötzlichkeit, mit der dieser Wechsel auftritt. Unter DA ist die a-Welle im Gegensatz zur HA tief und spitz. Der Übergang von der einen in die andere Form erfolgte sofort und unterschied sich somit deutlich von den anderen Veränderungen. Im Verlauf der HA wurde nämlich die a-Welle den allgemeinen Vergrößerungen des ERG entsprechend wieder etwas tiefer. Die tiefe und spitze a-Welle des dunkeladaptierten Auges zeigt nun eine deutliche Stufe, an der unter HA-Bedingungen die a-Welle ungefähr ihren tiefsten Punkt findet. Diese Stufe muß als Zeichen der doppelten Natur der a-Welle gewertet werden, wie das schon vorher *Armington, Johnson und Riggs*⁵, *Schubert und Bornschein*⁷⁴, *Bornschein*¹⁴ in Untersuchungen am ERG des Menschen getan haben. Die ersteren beschreiben diese beiden Anteile der a-Welle, die sich nicht nur durch ihre Form, sondern auch durch ihre Latenz unterscheiden sollen. Der tiefe, spitze, immer nur unter DA auftretende Anteil soll eine größere Latenz haben und durch sein verzögertes Auftreten den Knick in der a-Welle verursachen. Im Gegensatz zu den hier vorliegenden Kurven, bei denen Latenzunterschiede nicht festgestellt werden konnten, tritt die tiefe a-Welle nach den Angaben von *Armington, Johnson und Riggs*⁵ erst nach einigen min DA auf. Die a-Welle setzt sich also aus 2 negativen Komponenten zusammen, von denen die eine skotopischer, die andere photopischer Natur ist. Daß die der a-Welle zugrundeliegende negative Komponente P_{III} tatsächlich sowohl skotopische als auch photopische Eigenschaften hat, zeigt sich auch in einem deutlichen Wechsel der spektralen Empfindlichkeit — dem Purkinje-Phänomen — dieser Komponente (*Therman*⁷⁸). Die Uneinheitlichkeit der der a-Welle zugrundeliegenden Phase P_{III} ergab sich schon in früheren Versuchen von *Granit und Riddell*³⁸ und von *Bernhard*⁹, wie auch das kürzlich von *Noell*⁶³ beobachtete langsame negative, der Phase P_I entsprechende Potential für diese Tatsache spricht. Für die Beteiligung

dieses langsamen Potentials an der Bildung der a-Welle hat sich jedoch bisher kein sicherer Anhalt gegeben.

Entgegen den früheren Angaben wurde von *Armington, Johnson und Riggs*⁵ und *Best*¹¹ ein Anwachsen der a-Welle während der DA beschrieben. Uns ergab sich nach einer anfänglichen Vergrößerung ein erst schnelles, dann langsames Absinken der a-Potentiale mit dem Fortschreiten der DA. Die Verkleinerung war aber nie so ausgesprochen, daß die Beschreibung von *Granit*³³ oder von *Bernhard und Skoglund*¹⁰ dafür hätte zutreffen können. Die plötzlich ablaufenden Veränderungen der a-Welle könnten als ein Zeichen dessen angesehen werden, daß wenigstens ein Teil der a-Welle seinen Ursprung in nervösen Strukturen hat, der sich in diesem Fall als eine tiefe Spitze der a-Welle mit skotopischen Eigenschaften zeigt. Die Annahme, daß die a-Welle sich aus 2 negativen Komponenten zusammensetzt, bietet die Möglichkeit, in der a-Welle sowohl den „primus motor“ der zur Nervenentladung führenden Ereignisse zu sehen, der seinen Ursprung in den Rezeptoren nimmt (*Granit*³³), als auch die a-Welle als Ausdruck der Bipolarentätigkeit aufzufassen (*Tomita*⁸¹). Ob sich weiter in diesen plötzlichen Veränderungen der a-Welle die α -Adaptation von *Schouten*⁷² elektroretinographisch widerspiegelt, muß dahingestellt bleiben.

Ein Umstand muß noch in Erwägung gezogen werden: Eine tiefe a-Welle gilt allgemein auch als ein Zeichen für einen schlechten Zustand des Präparates. Sicher haben die Bulbi selbst bei großer Vorsicht während der Rotlichtpräparation mechanische Insulte erlitten. Die tiefe a-Welle zeigt sich aber bei allen Präparaten unter DA-Bedingungen. Entsprechend dem ziemlich umfangreichen Kurvenmaterial sollte man also diese Ursache zumindest nicht als die einzige für die tiefe a-Welle ansehen. Mit Sicherheit kann jedoch gesagt werden, daß das in manchen Fällen nicht korrespondierende Verhalten von a- und d-Welle keine Absterbeerscheinung war. Hier sei an die Befunde von *Piéron und Segal*⁶⁶ erinnert, die sowohl bei Abkühlung wie bei Verwendung bestimmter Pharmaka ein unterschiedliches Verhalten von a- und d-Welle fanden.

Zusammenfassung

An eröffneten Froschbulbi wurde die Einwirkung des Adaptationsprozesses auf das ERG und die sich daraus ergebenden ERG-Veränderungen untersucht. Die Versuchstiere wurden zu verschieden langen Zeiten — 30 min bis 16 h — dunkeladaptiert. Die mittels Ringer-Gallerte-Elektroden abgeleiteten ERG wurden unter Dunkeladaptation (DA) und mit fortschreitender Helladaptation (HA) untersucht. Mit dem Übergang von DA zu HA und umgekehrt ergab sich ein plötzlicher Amplitudenwechsel von a- und b-Welle, zwei voneinander unabhängige Phänomene. — Es wurde ein Zusammenhang mit der α -Adaptation in Erwägung gezogen.

Mit fortschreitender HA nahm die Amplitude der b-Welle über eine bestimmte Zeit hin wieder zu; nach 3—4 min war dieser Anstieg in der Regel beendet.

Gleichzeitig entwickelte sich ein hoher off-Effekt, der nach durchschnittlich 4 min sein Maximum erreichte. Das Anwachsen der b-Welle als Ausdruck der Empfindlichkeitssteigerung der Retina wurde als eine „Erholung“ von der aus dem Einsetzen der HA resultierenden Blendung gedeutet.

Das Größerwerden des off-Effekts als Ausdruck des gesteigerten Differenzierungsvermögens wurde als absolutes Kriterium der HA im ERG aufgefaßt.

Die 2 Teilwellen des off-Effekts wurden im Verlauf der wechselnden Adaptationsbedingungen verfolgt; der schnelle hohe Anteil wurde mit photopischer, der langsame, träge Anteil mit skotopischer Aktivität in Zusammenhang gebracht und das gleichzeitige Auftreten beider mit der Duplizitätstheorie konfrontiert.

In der a-Welle wurde eine Stufenbildung beobachtet, die für eine Zusammensetzung der a-Welle aus zwei Komponenten sprach; ein eventueller Zusammenhang des tiefen unter DA auftretenden Potentials mit neuralem Geschehen wurde für möglich gehalten.

Mit Erhöhung der HA-Beleuchtungsstärke erfolgte bei gleichbleibender Reizintensität eine Verminderung der b-Wellenhöhe. Die zwischen b-Wellenhöhe, Reizintensität und Beleuchtungsstärke ermittelten Beziehungen ergaben, daß die Höhe der b-Welle der relativen Reizstärke direkt proportional ist.

Das zwischen b-Welle und off-Effekt liegende Kurvenstück wurde „c-Senke“ genannt und ein Tieftreten dieses Kurvenabschnitts mit der fortschreitenden HA gefunden. Nach 8 min war in der Regel der tiefste Punkt erreicht. Ein Zusammenhang mit der Phase P_1 wurde vermutet.

Es wurden multiple b-Wellen beschrieben und ihre vermutliche Natur diskutiert.

Die Dunkeladaptation wurde im Vergleich zur Helladaptation als ein längere Zeit benötigender Vorgang angesehen. Das Maximum des off-Effekts und eventuell die „c-Senke“ als Kriterien der HA sprechen dafür, daß der Helladaptationsprozeß ein sehr schneller Vorgang ist, der spätestens in 10 min beendet ist.

Summary

The course of the adaptation to light by eyeballs of frogs after complete dark-adaptation has been investigated. The initially occurring decrease of the amplitude in the electroretinogram has been correlated to the α -adaptation. Following this first occurring decrease the amplitude increases again within 3—4 minutes to an extent which depends upon the intensity of light. The behaviour of the photopic and scotopic d-wave has been analysed in the off-effect. An analogous subdivision has been found in the a-wave. In the range of the c-wave a „c-lowering“ did occur depending upon the adaptation to light.

Résumé

On examine le processus d'adaptation à la clarté après adaptation parfaite à l'obscurité d'un globe oculaire de grenouille. On établit une relations entre les diminutions d'amplitude dans l'ERG qui se produisent au début, et l'adaptation α . Après cette diminution initiale, l'amplitude s'élève en 3 à 4 minutes d'une quantité proportionnelle à l'intensité lumineuse. On a pu analyser l'onde-d photopique et scotopique dans le «off-effect». On a trouvé une subdivision analogue dans l'onde-a. Dans l'onde-c on a trouvé une «dépression c» dépendant de l'adaptation à la clarté.

Schrifttum

- 1 Achmatov, A. S., Pflügers Arch. **215** (1926): 10 — 2 Adrian, E. B. u. B. H. C. Matthews, J. Physiol. **63** (1927): 378 — 3 Alpern, M. u. J. I. Favis, J. Optic. Soc. Amer. **44** (1954): 74 — 4 Armington, J. C., J. Optic. Soc. Amer. **43** (1953): 450 — 5 Armington, J. C., E. P. Johnson u. L. A. Riggs, J. Physiol. **118** (1952): 289 — 6 Autrum, H., Klin. Wschr. **1953**: 241 — 7 Autrum, H. u. U. Gallwitz, Zschr. vergl. Physiol. **33** (1951): 407 — 8 Bernhard, C. G., Acta Physiol. Scand. **3** (1941): 132 — ders., ebda. **3** (1942): 301 — 10 Bernhard, C. G. u. C. R. Skoglund, Acta Physiol. Scand. **2** (1941): 10 — 11 Best, W., Acta ophthalmologica **31** (1953): 95 — 12 Boehm, F., B. Sigg u. M. Monnier, Helv. Physiol. Acta **2**

- (1944): 481 — 13 *Boll, F.*, Arch. anat. Physiol. 1877; 4 — 14 *Bornschein, H.*, Zschr. Biol. 105(1953): 454 — 15 *Bremer, F.*, zitiert nach *Granit*: Sensory Mechanisms of the Retina, Oxford 1947 — 16 *Brücke, E. Th. V. u. S. Garten*, Pflügers Arch. 120 (1907): 342 — 17 *Bürgi, S. u. F. Boehm*, Helv. Physiol. Acta 2 (1944): 541 — 18 *Chaffee, E. L. u. A. Hampson*, J. Optic. Soc. Amer. 9 (1924) — 19 *Chaffee, E. L., W. T. Bovie u. A. Hampson*, J. Optic. Soc. Amer. 7 (1923): 29 — 20 *Clark, B., M. L. Johnson u. R. E. Dreher*, Amer. J. ophthal. 29 (1946): 828 — 21 *Dewar, I. u. J. G. M'Kendrick*, J. anat. physiol. 1873, 7 — 22 *Dodt, E.*, Graefes Arch. Ophth. 151 (1951): 672 — 23 *Einhoven, W. u. W. A. Jolly*, J. exper. Physiol. 1 (1908): 373 — 24 *Fröhlich, F. W.*, zitiert nach *Granit*: Sensory Mechanisms of the Retina, Oxford 1947 — 25 *Fry, G. A. u. S. H. Bartley*, J. Cellul. Comp. Physiol. 5 (1934): 291 — 26 *Genderen-Stort, A. G. H. van*, Graefes Arch. Ophth. 1887, 33 — 27 *Gotch, F.*, J. Physiol. 29 (1903): 388 — 28 *Goto, M. u. N. Toida*, J. Physiol. 4 (1954): 123 — 29 *Granit, R.*, J. Physiol. 77 (1953): 207 — 30 *ders.*, ebda. 85 (1953): 44 — 31 *ders.*, Acta Physiol. Scand. 2 (1941): 93 — 32 *ders.*, ebda. 3 (1941): 137 — 33 *ders.*, Sensory Mechanisms of the Retina, Oxford 1947 — 34 *ders.*, Erg. Physiol. 46 (1950): 31 — 35 *ders.*, Receptors and Sensory Perception, New Haven, 1955 — 36 *Granit, R. u. A. Munsterhjelm*, J. Physiol. 88 (1937): 436 — 37 *Granit, R., A. Munsterhjelm u. M. Zewi*, J. Physiol. 96 (1939): 31 — 38 *Granit, R. u. H. A. Riddell*, J. Physiol. 81 (1934): 1 — 39 *Granit, R. u. P. O. Therman*, J. Physiol. 83 (1935): 359 — 40 *dies.*, ebda. 91 (1937): 127 — 41 *Granit, R. u. C. M. Wrede*, J. Physiol. 89 (1937): 239 — 42 *Haig, C.*, J. gen. Physiol. 24 (1941): 735 — 43 *Hartline, H. K.*, Amer. J. Physiol. 113 (1935): 59 — 44 *ders.*, ebda. 121 (1928): 400 — 45 *ders.*, J. opt. Soc. Amer. 30 (1940): 690 — 46 *Kahn, R. H. u. A. Löwenstein*, Graefes Arch. Ophth. 114 (1924): 314 — 47 *Keeler, C. E., E. Sutcliffe u. E. L. Chaffee*, Proc. nat. Acad. Sci. 14 (1928): 477 — 48 *Kohlrausch, A.*, Arch. Physiol. 1918: 220 — 49 *ders.*, Handb. norm. u. path. Physiol. 12₂ (1931): 1499 — 50 *Kries, I. v.*, Nagels Handb. 3 (1904): 109 — 51 *ders.*, Handb. norm. u. path. Physiol. 12₁ (1931): 679 — 52 *Kühne, W.*, Unters. physiol. Inst. Heidelb. 1 (1878): 15 — 53 *ders.*, Handb. Physiol. (Hermann) 3 (1879): 235 — 54 *Kühne, W. u. I. Steiner*, Unters. Physiol. Inst. Heidelb. 3 (1880): 347 — 55 *Lohmann, W.*, Zschr. Sinnesphysiol. 41 (1907): 290 — 56 *Motokawa, K. u. T. Mita*, Tohoku Med. J. 43 (1952): 114 — 57 *Müller-Limmroth, H. W.*, Pflügers Arch. 254 (1951): 155 — 58 *Müller-Limmroth, H. W.*, Zschr. Biol. 105 (1953): 393 — 59 *Müller-Limmroth, H. W. u. G. Andrée*, Zschr. Biol. 105 (1953): 324 — 60 *dies.* ebda. 107 (1954): 25 — 61 *Müller-Limmroth, H. W. u. V. Güth*, Zschr. Biol. 108 (1956): 266 — 62 *Müller-Limmroth, H. W. u. W. Wirth*, Zschr. Biol. 107 (1955): 443 — 63 *Noell, W. K.*, Amer. J. ophthal. 38 (1954) — 64 *Otto-son, D. u. G. Svaetichin*, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Bio. 1952 — 65 *Parson, J. H.*, Theory of Perception. Cambridge 1927 — 66 *Piéron, H. u. J. Segal*, Compt. Rend. Soc. Biol. 1939: 131 — 67 *Piper, H.*, Arch. Physiol. 1911: 115 — 68 *Renquist, V.*, Scand. Arch. Physiol. 45 (1924): 95 — 69 *Riggs, L. A.*, J. Cellul. Comp. Physiol. 9 (1937): 491 — 70 *Sachs, E.*, Klin. Wschr. 8 (1929): 136 — 71 *Schober, H.*, Das Sehen, Band II, Leipzig 1954 — 72 *Schouten, J. F.*, The Adaptive Component of Glare, 1939 — 73 *Schubert, G.*, Arch. Psychol. 2 (1952): 1 — 74 *Schubert, G. u. H. Bornschein*, Ophthalmologica 123 (1952): 396 — 75 *Semeonoff, B.*, Nature, Lond. 1941: 147 — 76 *Smit, J. A.*, zitiert nach *Granit, R.*: Sensory Mechanisms of the Retina, Oxford 1947 — 77 *Studnitz, G. v.*, Physiologie des Sehens; Leipzig 1952 — 78 *Therman, P. O.*, Acta Soc. Sci. Fenn. N. S. B. 1938, 2 — 79 *Thompson, L. C.*, J. Physiol. 109 (1949): 430 — 80 *Tirala, L.*, Arch. Physiol. 1917 161 — 81 *Tomita, L.*, Jap. J. Physiol. 1 (1950): 110 — 82 *Trendelenburg, W.*, Der Gesichtssinn, Berlin 1943 — 83 *ders.*, Zschr. Sinnesphysiol. 37 (1904): 1 — 84 *Wald, G.*, J. gen. Physiol. 22 (1939) — 85 *ders.*, Doc. ophthalm. 3 (1949): 94 — 86 *ders.*, J. opt. Soc. Amer. 41 (1951): 949 — 87 *Wald, G. u. A. B. Clark*, J. gen. Physiol. 21 (1937): 93 — 88 *Wrede, C. M.*, Proc. Scand. Physiol. Soc. 77 (1937): 93

Über haptische Scheinbewegungen

Von Prof. Dr. Emil v. Skramlik (Berlin)

Mit 9 Abbildungen

Eingegangen am 27. Juli 1957

I. Einleitung

Der Aufbau unseres Körpers bringt es mit sich, daß sich seine einzelnen Anteile in der mannigfaltigsten Weise gegeneinander verstellen lassen. Es ist dies auch unbedingt notwendig, damit wir die verschiedenen Aufgaben erfüllen können, die während des Lebens an uns gestellt werden. Zu diesem Zwecke arbeiten Muskelgruppen zusammen, wobei die Bewegung der einen Muskelgruppe an die Erschlaffung einer anderen, gegebenenfalls die Versteifung einer dritten geknüpft ist. Diese Erkenntnis bzw. Kenntnis ist eine Vorbedingung für die Beobachtung jener merkwürdigen Scheinbewegungen, die man bei Durchführung einer Bewegung an objektiv ruhenden Anteilen des Körpers beobachten kann.

Solchen Täuschungen verfallen wir an und für sich sehr leicht. Sie haben aber bisher im wissenschaftlichen Schrifttum, wenn überhaupt, nur wenig Beachtung gefunden. Vielfältige Selbstversuche haben es mich nun gelehrt, daß man diese Scheinbewegungen unter den verschiedensten Bedingungen erleben kann. Sie sind vorzugsweise bei allen Arten von Verstellung des Kopfes gegenüber dem Körper, auch der Gliedmaßen gegenüber dem Rumpf bzw. gegeneinander feststellbar, im großen ganzen unabhängig davon, in welcher Richtung diese Bewegungen erfolgen, unabhängig davon, ob sie aktiv oder passiv vor sich gehen. Sie äußern sich merkwürdigerweise nicht nur in einer Scheinverstellung des eigenen Körpers bzw. seiner Anteile in einer Richtung, die der wirklich durchgeführten Bewegung entgegengesetzt ist, sie übertragen sich vielmehr auch auf Gegenstände der Umwelt, die betastet werden oder nach denen gezielt wird.

Wenn hier von haptischen Scheinbewegungen die Rede ist, so geschieht dies mit Rücksicht darauf, daß diese merkwürdigen Erscheinungen zu- meist durch Zusammenarbeit von Druck- und Kraftsinn zustande kommen. Freilich braucht der letztere an diesem Geschehen nicht beteiligt zu sein; es genügt dazu, wie es neuere Erfahrungen wahrscheinlich gemacht haben, auch das Eingreifen des Drucksinns allein.

Ich habe es mir nun zur Aufgabe gemacht, diesen Scheinbewegungen nachzugehen, vor allem die Art und Weise kennen zu lernen, in der sie sich äußern, auch die Bedingungen aufzudecken, unter denen sie am besten in Erscheinung treten. Hauptziel der Arbeit sollte es allerdings sein, diese Scheinbewegungen auch m e s s e n d zu erfassen und auf diese Weise möglichst einer mathematischen Analyse zuzuführen. Bevor ich mich den Darlegungen meiner eigenen Versuchsergebnisse zuwende, sei es mir gestattet, einiges über die bisher auf diesem Gebiete vorliegenden Erfahrungen beizubringen.

Vierordt^{1, 2} hat vor langen Jahren wohl als einziger darauf hingewiesen, daß eigenartige Bewegungstäuschungen zu verzeichnen sind, wenn man mit einem Stäbchen über die Haut bzw. mit der Haut über ein Stäbchen hinwegfährt. Zweckmäßig gliedert man heute diese Täuschungen so, daß man einmal von einem unbelebten oder belebten Gegenstand spricht, der über eine ruhende Hautfläche hinwegbewegt wird, das andere Mal von einer bewegten Hautfläche, die über einen ruhenden Gegenstand hinweggleitet, wobei es für das Ergebnis gleichgültig ist, ob dieser Gegenstand unbelebt oder belebt ist.

Wenden wir uns jetzt dem ersten Falle zu (bewegter Gegenstand, ruhende Hautfläche), so haben wir nicht nur den Eindruck, daß das Objekt, z. B. ein Stäbchen, in einer bestimmten Richtung über die Haut hinweggeführt wird; wir verfallen gleichzeitig auch dem Eindruck, daß sich der betreffende Körperanteil in der entgegengesetzten Richtung verschiebt bzw. verschoben hat. Vierordt hat darauf hingewiesen, daß man dieser merkwürdigen Täuschung am leichtesten an den ausgestreckten Fingern verfällt, besonders dann, wenn das Stäbchen von radial nach ulnar bzw. umgekehrt bewegt wird. Nach seinen Beobachtungen tritt die Täuschung viel weniger deutlich in Erscheinung, wenn das Stäbchen von proximal nach distal bzw. umgekehrt über die Hautfläche hinweggeführt*. Nach seinen Angaben sollen die Scheinbewegungen vorzugsweise an Gliedmaßenanteilen festzustellen sein, viel weniger oder gar nicht am Rumpf. Er fügt einige Bemerkungen über diese Täuschungen am Kopfe hinzu, z. B. wenn man diesen um die Vertikalachse dreht, während gleichzeitig die Stirn von einem ruhenden Stäbchen berührt wird. Man unterliegt dann dem Eindruck, als ob das Stäbchen entgegengesetzt zur Kopfbewegung im Raum verlagert würde, während es ja in Wirklichkeit an Ort und Stelle verbleibt bzw. verblieben ist.

* Wenn es wirklich einen Unterschied für das Aufkommen der Bewegungstäuschungen ausmacht, je nachdem das Stäbchen von radial nach ulnar bzw. umgekehrt bewegt wird oder aber von proximal nach distal bzw. umgekehrt, so können dafür gewohnheitsmäßig verankerte Vorgänge verantwortlich gemacht werden. Jedenfalls führen wir im Leben sehr viel häufiger Drehbewegungen im Hand- bzw. Ellenbogengelenk durch als Streckbewegungen der zugehörigen Gliedmaßenanteile bzw. der Finger. Dann aber ist es verständlich, daß wir im zweiten Falle (Bewegung des Stäbchens von proximal nach distal bzw. umgekehrt) den Bewegungstäuschungen sehr viel schwerer verfallen als im ersten.

Nach den Angaben von Vierordt darf die Geschwindigkeit der Bewegung, wenn die Täuschungen richtig aufkommen sollen, weder zu klein noch zu groß sein. Über- oder unterschreitet sie einen bestimmten Wert, so verfällt man der Bewegungstäuschung nicht. Wir erleben dann nur den Eindruck, daß das Stäbchen über die Haut hinweggeführt wird; man verfällt aber nicht etwa der Täuschung, daß sich die Hautfläche in entgegengesetzter Richtung zu dem Stäbchen verschoben hat.

Der zweite Fall ist gegeben, wenn die Hautfläche bewegt wird, der Gegenstand ruht. Auch hier erleben wir es, daß der Gegenstand scheinbar entgegengesetzt zu der Bewegung der Hautfläche verlagert wurde*.

Vierordt hat in seiner Abhandlung noch darauf hingewiesen, daß die Erscheinungen von Gegenbewegung auch bei Spreizung von Fingern festzustellen sind. Spreizt man z. B. den Daumen gegenüber den anderen restlichen vier Fingern, die an Ort und Stelle verbleiben, so verfällt man dem Eindruck, als ob auch die vier in Wirklichkeit ruhenden Finger eine Bewegung durchgeführt hätten. Wird der Daumen abduziert, so bewegen sich die vier Finger von dem Daumen scheinbar gleichzeitig weg, wird der Daumen adduziert, so hat man den Eindruck, als ob sich die vier Finger nach dem Daumen zu bewegen.

Das ist das Wesentliche, was ich bisher im Schrifttum über Bewegungstäuschungen dieser Art ermitteln konnte. Es erschien also durchaus berechtigt, den genannten Erscheinungen von neuem nachzugehen und zwar möglichst umfassend.

II. Eigene Untersuchungen

Die eigenartigen Bewegungstäuschungen, von denen jetzt die Rede sein soll, entziehen sich sehr leicht dem Nachweis, das ist die Wahrnehmung. Für gewöhnlich stößt man gar nicht auf sie. Es hängt dies vorzugsweise damit zusammen, daß wir bei Durchführung aktiver (auch passiver) Bewegungen unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich auf den bewegten Körperanteil, auch auf das Ziel des Bewegungsvorganges lenken, weiter, daß wir im allgemeinen bestrebt sind, aktive Bewegungen möglichst schnell und sicher durchzuführen. Die Bewegungstäuschungen machen sich aber am besten bemerkbar, wenn man in besonderem Maße auf die nicht bewegten Körperanteile achtet, und wenn die betreffenden Bewegungen selbst mit einer verhältnismäßig geringen mittleren Geschwindigkeit vor sich gehen. Wenn hier von mittlerer Geschwindigkeit gesprochen wird, so hat dies seine Ursache darin, daß sowohl beim Einleiten als auch bei Beendigung von Bewegungen Beschleunigungen in Frage kommen, positive sowohl wie negative, die indessen ihrer Größe nach nicht gleich sind. Es macht nämlich etwas aus, ob die Bewegung einsetzt oder

* Von welcher Bedeutung die Vorstellung von der Möglichkeit der Gegenbewegung von betasteten Gegenständen ist, geht aus der Tatsache hervor, daß wir die Scheinbewegungen viel schwerer erleben, wenn wir über eine ebene Fläche, z. B. eine Tischplatte, mit der Handinnenfläche hinwegfahren als über ein Stäbchen.

beendet wird. Die negative Beschleunigung beim Abbremsen ist sehr viel größer als die positive beim Einsetzen der Bewegung.

Als allgemeine Bedingungen für das Auftreten von Bewegungstäuschungen haben sich auf Grund meiner bisherigen Beobachtungen als wichtig herausgestellt: Die Größe der mittleren Geschwindigkeit (c_m), die Art sowie das Ausmaß der wirklich durchgeführten Bewegung und endlich die Einstellung der Aufmerksamkeit. Je größer c_m wird, um so weniger deutlich treten die Täuschungen auf; es darf aber auch nicht zu klein sein. Für das Auftreten der Bewegungstäuschungen ist es ferner nicht gleichgültig, in welchem Gelenk Bewegungen statthaben, ob es sich um Drehbewegungen des Kopfes oder um Bewegungen der Extremitäten handelt. Soweit ein Gliedmaßenanteil in Frage kommt, macht es einen Unterschied aus, ob die Bewegungen im Finger- oder im Ellenbogengelenk statthaben. Geraten symmetrisch gelagerte Gliedmaßenanteile rechts oder links in Bewegung, so spielt es wiederum eine Rolle, ob Parallel- oder Gegenbewegungen durchgeführt werden. Bei Parallelbewegungen der Gliedmaßen kommen vornehmlich Scheinverstellungen des Rumpfes auf, bei Gegenbewegungen sind diese weniger aufdringlich, vor allem erleben wir dann Scheinbewegungen an dem in Wirklichkeit nicht betätigten Arm. Mit zunehmender Größe der wirklich durchgeführten Bewegung nimmt das Ausmaß der Scheinbewegung zu. Weiter haben wir zum Zwecke der Feststellung von Scheinbewegungen auf den nicht bewegten Körperanteil zu achten. Berücksichtigen wir nur den wirklichen Bewegungsvorgang, so werden die Scheinbewegungen leicht übersehen. Bei der Feststellung dieser Scheinbewegungen kommt es leicht zu Hemmungen, wenn wir der Überzeugung sind, daß ja in Wirklichkeit eine Bewegung des betreffenden Gliedmaßenanteils gar nicht zustande kommen kann oder gekommen ist. Denkt man an diese Tatsache, so verhindert dies das Aufkommen der Scheinbewegungen. Wir können ihr Erleben psychisch also ebenso erleichtern, wie hemmen.

Untersucht und messend verfolgt wurden nun die Scheinbewegungen bei Drehung des Kopfes, bei Bewegungen in Gelenken des gleichen Arms, ferner bei Durchführung von Bewegungen in symmetrisch gelagerten Gliedmaßenanteilen rechts bzw. links. Die scheinbaren Gegenbewegungen beschwören Lage- und Entfernungstäuschungen herauf; Körperanteile erfahren dadurch eine Scheinverstellung. Dann aber ist es nicht befremdlich, daß bevorzugte Punkte an diesen Körperanteilen scheinbar eine Änderung ihrer Entfernung gegenüber der normalen Lagerung erfahren. Alle diese Gegenbewegungen sind am ganzen Körper bei Durchführung von Willkürbewegungen zu verzeichnen. Ob es sich um Bewegungen des Kopfes, der Kiefer, der Gliedmaßen oder des Brustkorbes handelt, führt im großen ganzen zu dem gleichen Ergebnis.

Die Scheinbewegungen bei Drehung des Kopfes erfordern eine eigene Bearbeitung insofern, als es sich hier um Vorgänge handelt, die den ganzen Körper betreffen. Daneben waren auch noch die Scheinbewegungen zu untersuchen, die zu verzeichnen sind, wenn wir mit den oberen Glied-

maßanteilen Greiffbewegungen durchführen. Drehbewegungen in Gelenken sind auf das Eingreifen antagonistischer Muskelgruppen zurückzuführen. Wenn nun die eine dieser Muskelgruppen eine Behinderung bei der beabsichtigten Betätigung erfährt, sei es aktiv, sei es passiv, so verfallen wir trotzdem dem Eindruck, als ob diese Bewegung in Wirklichkeit stattgefunden hätte; dann aber erleben wir zwangsläufig Scheinbewegungen ruhender Körperanteile. Der übersichtlichen Darstellung wegen empfiehlt es sich, die Scheinbewegungen bei Drehung des Kopfes von denjenigen zu sondern, die bei Betätigung von Gliedmaßenanteilen zu verzeichnen sind.

A. Scheinbewegungen bei Drehung des Kopfes

Scheinbewegungen bei Drehung des Kopfes sind an bevorzugten Punkten bzw. Linien auf dem Kopfe festzustellen^{3, 4}, weiter an der Verlagerung der Schulterquerverbindung⁵ und im Zusammenhang damit an der Verstellung der Extremitäten, die in irgendeiner bestimmten Raumrichtung eingestellt wurden, sei es in der frontalhorizontalen, der sagittalhorizontalen oder der vertikalen⁶.

Die Drehung des Kopfes kann um eine der drei Achsen durchgeführt werden, die sich in einem Punkte des Atlantooccipitalgelenkes schneiden. Es handelt sich um die x-Achse, die der frontalhorizontalen, die y-Achse, die der sagittalhorizontalen und die z-Achse, die der vertikalen entspricht. Wir können nämlich den Kopf zur Seite wenden, nach rechts bzw. links (Drehung um die z-Achse), wir können ihn zur rechten bzw. linken Schulter neigen (Drehung um die y-Achse), und endlich können wir ihn nach vorn bzw. hinten beugen (Drehung um die x-Achse). Ausdrücklich sei es hervorgehoben, daß man auf diese Weise den Kopf aus der Primärlage in eine der vielen Sekundärlagen überführt. Es wurden nun die Scheinbewegungen bloß bei Überführung aus der Primärlage = Normallage* des Kopfes in eine der Sekundärlagen verfolgt. Tertiärlagen fanden keine Berücksichtigung. Unter diesen Bedingungen werden die Verhältnisse derart verwickelt, daß sie nicht mehr richtig zu übersehen sind.

Von dem Umfang der Scheinbewegungen bekommen wir einen Eindruck an Hand der Größe der scheinbaren Verlagerung. Wir sind nun, sozusagen nach haptischer Aufnahme, in der Lage, durch haptische Paralleleinstellung von Stäben eine Nachricht zu bekommen, in welcher Richtung und in welchem Umfange sich die Scheinbewegung abgespielt hat. Damit ermitteln wir die Größe der Kopfdrehung und den Umfang der Scheinbewegung. Die erstere soll jeweils mit A, die letztere mit B bezeichnet sein. Der bei den unter a) und b) beschriebenen Versuchen benützte Apparat ist in Abb. 1 wiedergegeben.

* Unter Normallage des Kopfes verstehen wir diejenige, bei der seine Längsachse senkrecht auf der Schulterquerverbindung steht, das Gesicht gradaus gerichtet, wodurch der Gesichtsschädel sozusagen in einer Frontalebene gelagert erscheint. Das alles bezieht sich auf den aufrecht stehenden Menschen.

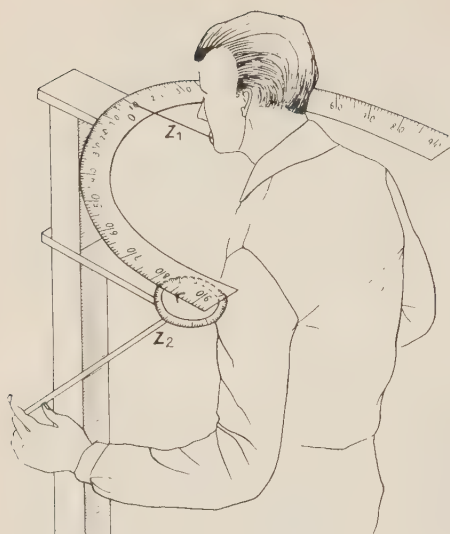


Abb. 1. Anordnung der Vorrichtung zur Ausmessung der scheinbaren Verlagerung der Schulterquerverbindung bei Wendung des Kopfes nach links bzw. rechts. Zur Bestimmung des Ausmaßes der Kopfwendung erfaßt die Vp. mit den Zähnen ein Beißbrettchen, von dem in sagittal-horizontaler Richtung der Zeiger Z_1 abgeht. Man beachte die Meßskala für die Kopfwendung, weiter die Meßskala für die Kopfwendung, weiter die Skala mit dem drehbaren Stift, den die Vp. an den Enden mit den Händen umfaßt. Zur Bestimmung des Ausmaßes der scheinbaren Verlagerung der Schulterquerverbindung dient der Zeiger Z_2 . In diesem Falle spielte sich die Drehung der beiden Zeiger in zwei parallel gelagerten Horizontalebene ab.

a) Sowie wir den Kopf aus der Normallage herausbringen, ändert sich auch die Lage bestimmter bevorzugter Punkte bzw. Linien auf dem Kopfe, wie der Ort der Nasenspitze bzw. die Querverbindungen der Ohreneingänge, der Augen und der Naseneingänge, auch die Verschlusslinie der Lippen. Selbstbeobachtungen dieser Art werden am besten bei verschlossenen Augen durchgeführt, um jegliche Ablenkung durch Bilder von Gegenständen der Außenwelt zu vermeiden. Darüber habe ich an anderer Stelle ausführlich berichtet, so daß sich hier eine eigene Behandlung erübrigt und der bloße Hinweis genügt³. Freilich liegen hier ganz eigenartige Verhältnisse vor. Die Scheinverstellung der Linien im Gesicht erfolgt auf Grund eines Wettstreites zwischen zwei Bildern, die wir innerlich erleben. Das eine Bild beruht auf der Vorstellung des Kopfes in Normallage, das sehr gut verankert ist und infolgedessen auch nach einer Verstellung des Kopfes weiter wirkt. Das zweite Bild beruht auf der Vorstellung der neuen Lagerung des Kopfes nach Durchführung einer Drehbewegung. Im Zusammenhang mit dem Wettstreit zwischen diesen beiden Bildern kommt es zu einer Scheinverstellung bevorzugter Punkte und Linien im Gesichtsschädel.

b) Jede Änderung der Kopflage bedeutet weiter, daß es scheinbar zu einer *Gegenbewegung* der Schulterquerverbindung kommt. Dies hat merkwürdige Verstellungen in der innerlichen Beurteilung der Lagerung dieser Querverbindung zur Folge, die von Art und Größe der Kopfdrehung abhängt. In diesem Falle liegen die Dinge anders als im Falle a). Die Schulterquerverbindung bleibt ja bei bloßer Drehung des Kopfes an Ort und Stelle, während die bevorzugten Punkte bzw. Querverbindungen im Gesichtsschädel die Bewegung des Kopfes mitmachen.

Wenden wir uns jetzt der Beschreibung der Gegenbewegungen der Schulterquerverbindung bei Herausbringen des Kopfes aus seiner Nor-

mallage zu! Bei einer W e n d u n g des Kopfes zur Seite nach rechts bzw. links vollführt die Schulterquerverbindung einen „Ruck“ in entgegengesetzter Richtung. Diese verbleibt also scheinbar nicht in der ursprünglichen Lage; sie erfährt vielmehr eine Verdrehung in dem Sinne, daß bei Kopfwendung nach rechts die rechte Schulter vorwärts, die linke zwangsläufig scheinbar rückwärts gedreht wird. Analog spielen sich die Dinge ab, wenn eine Kopfwendung nach links vollzogen wird. In diesem Falle rückt die linke Schulter vor, während die rechte eine Bewegung nach rückwärts vollführt. Diese beiden Bewegungen und die dadurch herbeigeführte Verlagerung sind nicht weiter befremdlich, weil ja die Schulterquerverbindung eine Einheit ist, als solche also innerlich aufgefaßt und gewertet wird.

Bei einer N e i g u n g des Kopfes zur rechten bzw. linken Schulter machen sich wieder eigenartige Gegenbewegungen der Schulterquerverbindung dem Scheine nach bemerkbar. Neigen wir den Kopf zur rechten Schulter, so hebt sich diese scheinbar im Raum, während sich die linke senkt. Neigen wir den Kopf zur linken Schulter, so hebt sich scheinbar diese Schulter, während sich die rechte senkt. Bei einer B e u g u n g des Kopfes nach vorn bzw. hinten bewegt sich im ersten Falle die gesamte Schulterquerverbindung wie auf einem Kreise, dessen Mittelpunkt vor dem Atlantooccipitalgelenk gelegen sein könnte, nach oben, im zweiten Falle scheinbar nach unten, alles bezogen auf den aufrecht stehenden Menschen.

Auch diese Scheinbewegungen können wir in ihrem Enderfolg ausmessen, wenn wir entsprechende Paralleleinstellungen eines Stabes zur Schulterquerverbindung vornehmen lassen. Das Ausmaß der scheinbaren Gegenbewegung (B) ist von der Größe der Kopfdrehung (A) abhängig

Tabelle 1

Scheinbare Verlagerung der Schulterquerverbindung bei Kopfwendung nach r e c h t s. Die Messungen erfolgten in der Horizontalebene. Es bedeuten: A das Ausmaß der Kopfwendung, B das mittlere Ausmaß der scheinbaren Verlagerung der Schulterquerverbindung in Grad. Der Faktor f entspricht B/A. Die Werte gelten für Vp. 1.

A	B	f
+ 5	— 6,8	1,36
+ 10	— 10,2	1,02
+ 15	— 12,0	0,80
+ 20	— 14,8	0,74
+ 25	— 15,8	0,63
+ 30	— 16,8	0,56
+ 35	— 18,2	0,52
+ 40	— 19,6	0,49
+ 45	— 19,8	0,44
+ 50	— 21,6	0,43
+ 55	— 22,0	0,40

Tabelle 2

Scheinbare Verlagerung der Schulterquerverbindung bei Neigung des Kopfes zur rechten Schulter. Die Messungen erfolgten in der Frontalebene. Es bedeuten: A das Ausmaß der Kopfneigung, B das mittlere Ausmaß der scheinbaren Verlagerung der Schulterquerverbindung in Grad. Der Faktor f entspricht B/A . Die Werte gelten für Vp. 1.

A	B	f
+ 5	— 4,6	0,92
† 10	— 9,6	0,96
† 15	— 12,2	0,81
† 20	— 14,4	0,72
+ 25	— 17,0	0,68
† 30	— 19,2	0,67
† 35	— 20,6	0,59

und zwar in dem Sinne, daß B um so größer wird, je größer A ist, s. Tabellen 1 und 2, wobei sich die erstere auf die Wendung des Kopfes zur rechten Seite, die letztere auf die Neigung des Kopfes zur rechten Schulter bezieht.

A entspricht wieder dem Winkel der Kopfdrehung, B dem Winkel, den die scheinbare Lagerung der Schulterquerverbindung, für den Fall der Kopfwendung bzw. Kopfneigung mit der objektiven Frontalhorizontalen, für den Fall der Kopfbeugung mit der objektiven Sagittalhorizontalen einschließt. A und B haben aber entgegengesetzte Vorzeichen. Die Messungen erfolgten im ersten Falle in einer Horizontal-, im zweiten in einer Frontal- und im dritten in einer Sagittalebene. Die Kopfdrehung erfolgte in Sprüngen von 10° zu 10° . Aus den Tabellen 1 und 2 geht es hervor, daß bis zu einem Bereich von ungefähr 15° Kopfdrehung A und B einander ungefähr gleich sind. Erreicht das Maß der Kopfdrehung 15° , so wird jetzt B kleiner als A. B hinkt also A nach und zwar um so stärker, je größer das Ausmaß der Kopfdrehung ist. Stellen wir jetzt die Beziehung $B:A$ auf, so ist diese bis zu 15° Kopfdrehung größer als 1, von da ab bis zu 55° Kopfwendung bzw. 35° Kopfneigung kleiner als 1. Im extremen Fall werden dann für $B:A$ bei Kopfwendung Werte von 0,4, bei Kopfneigung solche von 0,6 gefunden.

In einem Diagramm läßt sich nun $f = B/A$ in Abhängigkeit von dem Ausmaß der Drehung des Kopfes darstellen; gleichzeitig ist, s. Abb. 2 und 3, die absolute Größe von B eingetragen. Der Kurvenverlauf ist verschieden, je nachdem es sich um eine Kopfwendung oder -neigung handelt. Bei Kopfwendung erfolgt der Anstieg von B laufend, annähernd auf einer graden Linie; f fällt dagegen hyperbolisch nach beiden Seiten ab, s. Abb. 2. Dabei stellt die Zeichnung, die die Verhältnisse für die Kopfwendung nach rechts zur Darstellung bringt, annähernd ein Spiegelbild derjenigen dar, die die Verhältnisse bei Wendung des Kopfes nach links darstellt.

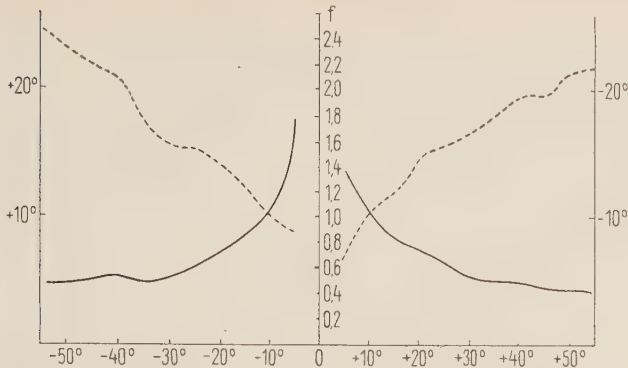


Abb. 2. Schematische Darstellung der Versuchsergebnisse bei Wendung des Kopfes nach links bzw. rechts bei Vp. 1. Bei Wendung des Kopfes nach links ist der linke, bei Wendung des Kopfes nach rechts der rechte Anteil der schematischen Zeichnung zu betrachten. In der Abszisse ist das Ausmaß der Kopfwendung in Sprüngen von jeweils 10 Grad verzeichnet, in der Ordinate entweder der Faktor f (B/A) in einfachen Zahlen in der Mitte oder aber das Ausmaß der scheinbaren Verlagerung in Grad seitlich. Im ersten Falle wurde der Kurvenverlauf mit einer ausgezogenen Linie —, im zweiten mit einer gestrichelten Linie - - - - zur Darstellung gebracht.

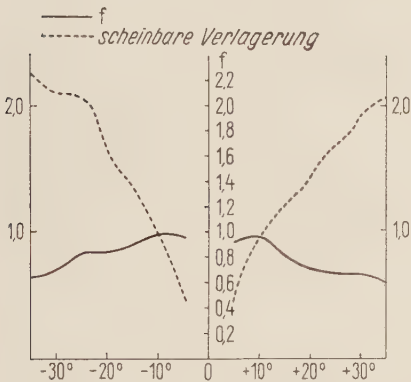


Abb. 3. Schematische Darstellung der Versuchsergebnisse bei Neigung des Kopfes zur linken bzw. rechten Schulter bei Vp. 1. Bei Neigung des Kopfes zur linken Schulter ist der linke, bei Neigung des Kopfes zur rechten Schulter der rechte Anteil der schematischen Zeichnung zu betrachten. In der Abszisse ist das Ausmaß der Kopfneigung in Sprüngen von jeweils 10 Grad verzeichnet, in der Ordinate entweder der Faktor f (B/A) in einfachen Zahlen in der Mitte, oder aber das Ausmaß der scheinbaren Verlagerung in Grad seitlich. Im ersten Falle wurde der Kurvenverlauf mit einer ausgezogenen Linie —, im zweiten mit einer gestrichelten Linie - - - - zur Darstellung gebracht.

Etwas anders liegen die Dinge bei Kopfneigung, s. Abb. 3. Hier steigt B sehr steil an; der Abfall von f vollzieht sich dagegen sehr viel sacher als bei Kopfwendung. Es hängt dies damit zusammen, daß der Wert für f im Anfang, das ist bei Kopfneigung geringen Ausmaßes 1,0 erreicht bzw. dieses um ein Weniges übersteigt. Von da ab erfolgt aber ein stetiger Abfall. Auch in diesem Falle sind die beiden Zeichnungen spiegelbildlich angeordnet im Zusammenhang damit, daß der Kopf einmal zur rechten, das zweitemal zur linken Schulter geneigt wurde.

Unter diesen Bedingungen kommt es infolge der scheinbaren Gegenbewegungen zu einer fälschlichen Beurteilung des Verlaufes der Schulterquerverbindung im Raum; diese vollführt stets Scheinbewegungen, die der Kopfbewegung entgegengesetzt sind. Sie hinken aber in ihrem Ausmaß der Kopfdrehung nach. Freilich ist dies erst dann zu verzeichnen, wenn die Kopfdrehung ein Ausmaß von 15° übersteigt. Bemerkenswert ist es, daß B anfangs gleich A ist, wenn sie auch verschiedene Vorzeichen tragen; später gehen beide auseinander. Das Ergebnis ist nicht ganz gleichartig, je nachdem es sich um eine Kopfwendung oder eine Kopfneigung handelt.

c) In einer weiteren Versuchsreihe⁶ wurde geprüft, mit welcher Sicherheit die Einstellung der Arme in einer der drei Hauptrichtungen des Raumes erfolgt, wenn sich der Kopf in Normallage befindet bzw. wenn er aus ihr durch Überführung in eine extreme Sekundärlage herausgebracht wird. Unter diesen Bedingungen war es Aufgabe der Vp., den ausgestreckten Arm frontal- bzw. sagittalhorizontal bzw. vertikal einzustellen. Die Messungen erfolgten mit Hilfe des in Abb. 4 wiedergegebenen Apparates. Die Lagerung des Kopfes läßt sich dabei mit Sicherheit festhalten bzw. verfolgen, ebenso die Verlagerung der Arme rechts bzw. links.

Hier ist es vor allem hervorzuheben, daß schon in Normallage des Kopfes Abweichungen in der Einstellung der Arme in einer der drei Hauptrichtungen gegenüber den objektiv richtigen Verhältnissen zu verzeichnen sind. Diese Abweichungen übersteigen im allgemeinen allerdings $\pm 1^\circ$ nur wenig. Führt man aber eine ausgiebige Drehung des Kopfes um eine seiner Achsen durch, so vollzieht der eingestellte Arm scheinbar eine Gegenbewegung, die der Drehung des Kopfes entgegengesetzt ist. Diese erreicht indessen nur dann einen größeren Umfang, wenn der Kopf in eine extreme Sekundärlage übergeführt wird. Bei Wendung des Kopfes zur Seite nach rechts bzw. links handelt es sich bei A, in Winkelgrad gemessen, um ± 60 , bei Neigung des Kopfes zur rechten bzw. linken Schulter um ± 30 bis 40 , bei Beugung des Kopfes nach vorn bzw. hinten um $\pm 60^\circ$. Bei jeder Art extremer Sekundärlage des Kopfes ergeben sich dann für die ausgestreckten Arme abweichende Einstellungen.

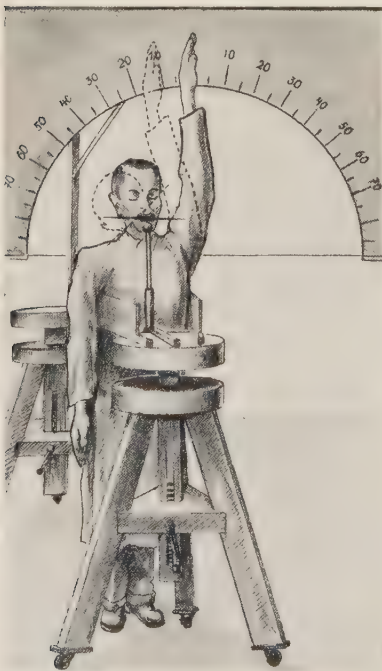


Abb. 4. Vorrichtung zur Ausmessung der Lagerung des Arms bei Kopfdrehung. In diesem Falle erfolgten die Messungen in einer Frontalebene und zwar bei vertikal erhobenem linken Arm in Normalhaltung und bei Neigung des Kopfes zur rechten Schulter. Man sieht hinter der Vp. die Kreiseinteilung, die zu beiden Seiten von 0 nach 90° geht. Die Vp. selbst ist in einem Gestell untergebracht, das es ermöglicht, sie in den Achselhöhlen zu unterstützen. Sie hält im Munde das Beißbrettchen, damit das Ausmaß der Neigung des Kopfes bestimmt und während des Versuches eingehalten werden kann. Man beachte, daß die beiden Vorrichtungen in der Höhe verstellbar sind.

Bei Wendung des Kopfes nach rechts erfahren die objektiv frontalthorizontal eingestellten Arme eine Scheindrehung in dem Sinne, daß der rechte Arm vor-, der linke zurückzurücken scheint. Bei Wendung des Kopfes nach links ist gerade das entgegengesetzte Verhalten zu verzeichnen. Unter diesen Bedingungen kann man die Scheinbewegungen auch an den objektiv sagittalhorizontal eingestellten Armen verfolgen. Wendet man den Kopf nach rechts, so vollführen die Arme bei dieser Einstellung einen „Ruck“ nach links, wendet man den Kopf nach links, einen Ruck nach rechts. Die Lage der vertikal nach oben bzw. unten ausgestreckten Arme ändert sich unter diesen Bedingungen nicht.

Den Winkel, um den die Scheinbewegungen erfolgen, kann man nur in der Weise zur Ausmessung bringen, daß man die Vp. anweist, die Arme nach Wendung des Kopfes so einzustellen, daß sie frontal- bzw. sagittal-

Tabelle 3

Einstellung der Arme auf subjektiv frontalthorizontal. Differenz zwischen der Einstellung der Arme nach extremer Kopfdrehung gegenüber der Einstellung in Normalhaltung des Kopfes. Die Zahlen bedeuten Grad. Die Ergebnisse beziehen sich auf zwei Meßebenen (M), in diesem Falle auf die Horizontal-(H)- und die Frontal-(F)-ebene. Bei den Kopfdrehungen handelte es sich um die Wendung des Kopfes (W) nach rechts bzw. links (r bzw. l), Neigung des Kopfes (N) zur rechten bzw. zur linken Schulter (r bzw. l) und endlich um Beugung des Kopfes (B) nach vorn bzw. hinten (v bzw. h). Es bedeuten weiter: A den Arm und zwar den rechten bzw. linken (R bzw. L). Die Werte gelten für Vp. 1. In diesem Falle lassen sich in der Horizontalebene große Abweichungen bei Wendung des Kopfes nach rechts bzw. links, in der Frontalebene bei Neigung des Kopfes zur rechten bzw. linken Schulter sowie bei Beugung des Kopfes nach vorn bzw. hinten feststellen. Das Vorzeichen der Werte ist positiv, wenn infolge der scheinbaren Gegenbewegung die Neueinstellung der oberen Extremitäten von der Vp. aus betrachtet nach vorn bzw. oben bzw. im Sinne des Uhrzeigers erfolgt ist. Geschah dies nach hinten bzw. unten bzw. im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers, so ist das Vorzeichen negativ.

M	A	W		N		B	
		r	l	r	l	v	h
H		— 3	+ 4	0	0	— 2	— 2
	R	— 3	+ 3	+ 2	+ 1	0	+ 2
		— 3	+ 3	+ 1	+ 2	+ 2	+ 1
		+ 7	— 2	— 1	0	+ 1	— 1
	L	+ 7	— 2	+ 2	+ 1	+ 2	+ 2
		+ 7	— 3	0	+ 2	+ 2	+ 2
F		0	0	— 3	+ 3	— 3	+ 2
	R	0	0	— 3	+ 4	— 4	+ 4
		0	0	— 2	+ 3	— 3	+ 3
		0	— 1	+ 3	— 3	— 2	+ 3
	L	0	0	+ 5	— 4	— 6	+ 3
		— 1	0	+ 7	— 3	— 3	+ 4

Tabelle 4

Einstellung der Arme auf subjektiv sagittalhorizontal.

Differenz zwischen der Einstellung der Arme nach extremer Kopfdrehung gegenüber der Einstellung in Normalhaltung des Kopfes. Die Zahlen bedeuten Grad. Die Ergebnisse beziehen sich auf zwei Meßebenen (M), in diesem Falle auf die Horizontal-(H)- und die Sagittal-(S)-ebene. Bei den Kopfdrehungen handelte es sich um die Wendung des Kopfes (W) nach rechts bzw. links (r bzw. l), Neigung des Kopfes (N) zur rechten bzw. zur linken Schulter (r bzw. l) und endlich um Beugung des Kopfes (B) nach vorn bzw. hinten (v bzw. h). Es bedeuten weiter: A den Arm und zwar den rechten bzw. linken (R bzw. L). Die Werte gelten für Vp. 1. In diesem Falle lassen sich in der Horizontalebene große Abweichungen bei Wendung des Kopfes nach rechts bzw. links sowie bei Neigung des Kopfes zur rechten bzw. linken Schulter in der Sagittalebene bei Beugung des Kopfes nach vorn bzw. hinten feststellen. Das Vorzeichen der Werte ist positiv, wenn infolge der scheinbaren Gegenbewegung die Neueinstellung der oberen Extremitäten von der Vp. aus betrachtet nach vorn bzw. oben bzw. im Sinne des Uhrzeigers erfolgt ist. Gesah dies nach hinten bzw. unten bzw. im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers, so ist das Vorzeichen negativ.

M	A	W		N		B	
		r	l	r	l	v	h
H	R	+ 3	— 7	+ 6	— 5	0	0
		+ 5	— 6	+ 7	— 7	0	0
		+ 5	— 6	+ 5	— 6	0	+ 1
	L	+ 5	— 10	+ 4	— 6	0	0
		+ 5	— 5	+ 5	— 6	0	0
S		+ 6	— 5	+ 6	— 3	— 1	0
		+ 1	0	— 2	— 1	— 3	+ 2
		+ 1	0	— 1	— 1	— 3	+ 2
	R	+ 2	— 1	+ 1	+ 1	— 4	+ 3
		+ 2	0	+ 2	+ 1	— 4	+ 3
		— 1	— 1	— 2	— 2	— 5	+ 3
	L	+ 2	+ 1	+ 1	— 1	— 4	+ 3

horizontal zu verlaufen scheinen. Dazu müssen die Arme dann eine Bewegung durchführen, die der Kopfdrehung gleichsinnig ist.

Die gefundenen Abweichungen sind in den Tabellen 3, 4 und 5 zusammengestellt. Es ergibt sich, daß die Scheinverlagerung nur ein verhältnismäßig geringes Ausmaß erreicht von höchstens 5 bis 6°. Das ist auf den ersten Anblick etwas überraschend, weil ja doch unter den gleichen Bedingungen die Schulterquerverbindung sehr viel stärker verlagert gefunden wurde. Für diesen Erfolg ist offenbar der Grad der Benutzung der Gliedmaßen im umgebenden Raum verantwortlich zu machen. Beim Turnen lernen wir es ja vielfach ganz systematisch, unsere Arme in einer zuvor festgelegten Richtung einzustellen. Durch Übung finden dann gewisse Fehler ihren Ausgleich, die sonst bei einem Mangel an Übung sehr stark zum Durchbruch kommen würden.

Tabelle 5

Einstellung der Arme auf subjektiv vertikal. Differenz zwischen der Einstellung der Arme nach extremer Kopfdrehung gegenüber der Einstellung in Normalhaltung des Kopfes. Die Zahlen bedeuten Grad. Die Ergebnisse beziehen sich auf zwei Meßebenen (M), die diesem Falle auf die Frontal-(F)- und die Sagittal-(S)-ebene. Bei den Kopfdrehungen handelte es sich um die Wendung des Kopfes (W) nach rechts bzw. links (r bzw. l), Neigung des Kopfes (N) zur rechten bzw. zur linken Schulter (r bzw. l) und endlich um Beugung des Kopfes (B) nach vorn bzw. hinten (v bzw. h). Es bedeuten weiter: A den Arm und zwar den rechten bzw. linken (R bzw. L). Die Werte gelten für Vp. 1. In diesem Falle lassen sich in der Frontalebene große Abweichungen bei Neigung des Kopfes zur rechten bzw. linken Schulter, in der Sagittalebene bei Beugung des Kopfes nach vorn bzw. hinten feststellen. Das Vorzeichen der Werte ist positiv, wenn infolge der scheinbaren Gegenbewegung die Neueinstellung der oberen Extremitäten von der Vp. aus betrachtet nach vorn bzw. oben bzw. im Sinne des Uhrzeigers erfolgt ist. Geschah dies nach hinten bzw. unten bzw. im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers, so ist das Vorzeichen negativ.

M	A	W		N		B	
		r	l	r	l	v	h
F	R	0	0	0	-4	0	0
		+1	+1		-5	-1	-1
		0	0	0	-4	0	0
	L	0	0	+6	0	0	0
		-1	-1	+9	0	0	+1
S	R	0	0	+8	0	0	0
		0	0	0	0	+6	-5
		0	-1	0	+1	+5	-5
		0	0	0	0	+5	-5
		0	0	0	0	+9	-9
		-1	0	+1	0	+10	-9
		0	0	0	0	+9	-7

Gelegentliche Beobachtungen haben es gelehrt, daß es bei solchen Leistungen zu einer Art von „Mitziehen“ kommen kann. Lasse ich nämlich dieselbe Kopfbewegung mehrmals nacheinander durchführen, so nehmen die scheinbaren Gegenbewegungen der Arme fortlaufend an Umfang zu. Mit der Dauer des Versuchs erreichen sie nicht bloß $\pm 5^\circ$, sondern sehr häufig bis zu $\pm 35^\circ$, gar nicht selten sogar noch mehr. Dies ist im besonderen Maße der Fall, wenn die Einstellung der Arme nach Kopfwendung frontalhorizontal erfolgen soll. Es liegen hier ganz eigenartige Verhältnisse vor; diese deuten darauf hin, daß die scheinbare Verlagerung der Schulterquerverbindung in ihrem Ausmaß der Drehung des Kopfes nicht selten fortlaufend folgt. Ähnlichen Erscheinungen sind v. Skramlik⁷ und Fiedler⁸ auf akustischem Wege begegnet und zwar bei Lokalisation von Schallquellen im umgebenden Raum. Ob sich dabei der Kopf in Normallage oder einer Sekundärlage befindet, ist für diese Erscheinung ziemlich gleichgültig.

Es hat sich also auch bei diesen Versuchen ergeben, daß jegliche Kopfdrehung zu scheinbaren Gegenbewegungen der Arme Anlaß gibt. Diese sind dann für die fälschliche Beurteilung der Lagerung der Arme im Raum verantwortlich zu machen, darüber hinaus sogar für eine fälschliche Beurteilung der Lagerung von Gegenständen, mit denen wir die Tastflächen in Verbindung bringen.

B. Scheinbewegungen bei Betätigung der Gliedmaßen

Scheinbewegungen ruhender Gliedmaßenanteile gelangen schon dann zur Beobachtung, wenn man Bewegungen in einem Gelenk, z. B. eines Armes, durchführen läßt; es können aber auch beide Arme daran beteiligt sein. Es handelt sich im wesentlichen um Vorgänge, bei denen eine Ab- bzw. Adduktion in Frage kommt. Ob sich dieselbe an Anteilen eines Armes abspielt oder bei Betätigung beider Hände bzw. beider Füße, führt im großen ganzen zu dem gleichen Ergebnis. So können wir ja ohne weiteres die Finger einer Hand einander näher- bzw. auseinanderbringen, z. B. im Falle der Ab- bzw. Adduktion des Daumens, in gleicher Weise können wir die Finger der beiden Hände einander nähern, sie aber auch auseinander bringen. Alle diese Vorgänge spielen also bei Betätigung einer Hand genauso eine Rolle wie beim Arbeiten mit beiden Händen.

Im Grunde verfallen wir bei jeder Abduktionsbewegung dem Eindruck, als ob sich nicht nur derjenige Anteil bewegen würde, der in Wirklichkeit auf willkürlichem Wege zur Tätigkeit kommt, sondern auch der andere objektiv ruhende. Die Scheinbewegungen spielen sich jeweils entgegengesetzt der Richtung der wirklich durchgeführten Bewegung ab. Infolgedessen kommt es bei einer Abduktion zu einer *Überschätzung*, bei einer Adduktion zu einer *Unterschätzung* der wirklich durchgemessenen Strecke. Grundlage für alle diese Erscheinungen bietet das Geschehen, wie es sich in der Norm abspielt. Wenn wir z. B. den Daumen gegenüber den anderen Fingern spreizen, so wird nicht nur eine Bewegung des Daumens, sondern zur Unterstützung und Beschleunigung des Vorgangs *volens* auch eine entsprechende Gegenbewegung mit den restlichen vier Fingern durchgeführt. Dieser Eindruck prägt sich uns gewohnheitsmäßig ein. Wenn wir nun eine Spreizung des Daumens vornehmen, während die übrigen vier Finger in Ruhe und damit an Ort und Stelle belassen werden, so beurteilen wir die Verhältnisse so, als ob die normal gegebene Mitbewegung von seiten der Finger stattgefunden hätte; dann muß es aber sowohl bei der Abduktion als auch bei der Adduktion des Daumens, um bei diesem Beispiel zu bleiben, zu Scheinbewegungen der vier restlichen objektiv ruhenden Finger kommen.

Das Ausmaß dieser Täuschungen können wir ausmessen, wenn wir nach haptischer Aufnahme des Geschehens ein optisches Aufzeigen vornehmen⁹. Es handelt sich also um haptisch-optische Vergleiche, die nach eigenen Erfahrungen und Untersuchungen statthaft sind und zu durchaus befriedigenden Ergebnissen führen. Es hat dies allerdings zur Voraus-

setzung, daß wir in demjenigen Anteil des umgebenden Raumes arbeiten, den ich seinerzeit als *beidhändigen Tastraum* bezeichnet habe.

Aus der Fülle der Erscheinungen habe ich drei Fälle herausgesondert und eigens bearbeiten lassen:

- a) die Ab- und Adduktion des Daumens gegenüber den vier Fingern, wobei die Betätigung und die Ausmessung im wesentlichen in einer *Horizontalebene* vor sich geht;
- b) die Bewegungen der beiden Hände gegeneinander, wobei die eine Hand ruht, während die andere von oben nach unten bzw. von unten nach oben bewegt wird. In diesem Falle erfolgen Betätigung und Ausmessung in einer *Frontalebene*;
- c) die Bewegungen der beiden Hände gegeneinander, wobei die Finger voneinander entfernt bzw. einander genähert werden. In diesem Falle erfolgen Betätigung und Ausmessung des Geschehens zweckmäßig wieder in einer *Frontalebene*.

Gleich an dieser Stelle soll es vermerkt sein, daß die Ausmessung für a) und b) in Grad, im Falle c) in cm erfolgte. Bei den beiden ersterwähnten Fällen kommt es im wesentlichen zu *Lage-*, bei dem dritten Fall zu *Entfernungstäuschungen*. Diese beiden kombinieren sich allerdings oft in wechselnder Weise, doch sind sie nach entsprechender Aufmerksamkeitseinstellung festzuhalten und einer Analyse zuzuführen.

Mit Nachdruck soll darauf aufmerksam gemacht werden, daß man solchen Bewegungstäuschungen, die dann zwangsläufig zu Lage- und Entfernungstäuschungen führen, auch an anderen Stellen des Körpers verfällt. So sei auf die Scheinbewegungen hingewiesen, die mit der Betätigung des *Brustkorbs* bei der Atmung zusammenhängen und die sich sowohl am Rücken als auch am Kinn äußern. Im Liegen auf einer *harten Unterlage* verfallen wir dem Eindruck, als ob bei der *Einatmung* nicht nur die Bauchwand vorgedrängt, sondern gleichzeitig auch der Rücken in die Unterlage hineingedrückt würde, die an und für sich gar nicht verschoben werden kann. Es ist dies besonders überraschend, da man von dieser Tatsache wohl weiß, es also bekannt ist, daß eine Verstellung des Rückens gar nicht erfolgen kann. Umgekehrt erlebt man bei der *Ausatmung* den Eindruck, nicht nur, daß die Bauchwand einwärts gedrückt wird, was tatsächlich der Fall ist, sondern auch, daß sich die Rücken- der Bauchhaut nähert, was in Wirklichkeit gar nicht in Frage kommt.

Analog sind die Erscheinungen bei Prüfung der Beziehung zwischen Brustkorb und Kinn. Bei der *Einatmung* nähert sich scheinbar das Kinn der Brust, bei der *Ausatmung* entfernt es sich von ihr, obgleich es ständig am gleichen Flecke verbleibt. Scheinbewegungen derselben Art begegnen wir auch bei der Bewegung des Unterkiefers zum Zwecke der Durchführung von Kaubewegungen: Senken wir den Unterkiefer, so hat man, besonders bei aufrechter Stellung des Kopfes und des Körpers, den Eindruck, als ob der Schädel eine Bewegung nach aufwärts vollführen würde,

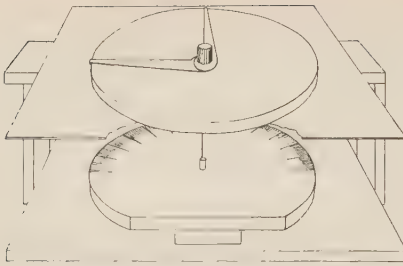


Abb. 5. Der bei der Ausmessung der scheinbaren Gegenbewegungen bei Betätigung von Fingern einer Hand benutzte Apparat.

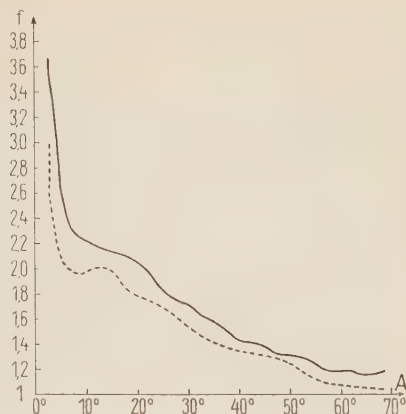
heben wir ihn, so verfallen wir dem entgegengesetzten Eindruck, also dem, daß der Schädel eine Bewegung nach abwärts vollzieht. Diese Täuschungen sind außerordentlich lebhaft. Oft untersteht man dem Eindruck, daß nicht, wie es in Wirklichkeit der Fall ist, der Kiefer bewegt wird, sondern der restliche Anteil des Kopfes.

a) Nunmehr ist es unsere Aufgabe, die merkwürdigen Scheinbewegungen in ihren quantitativen Verhältnissen zu besprechen, wie wir sie bei Ab- und Adduktionsbewegungen des Daumens gegenüber den restlichen Fingern beobachten können. Es muß hier noch einmal darauf hingewiesen werden, daß normalerweise bei jeder Abduktionsbewegung des Daumens zum Zwecke des Spreizens die restlichen vier Finger entgegengesetzt dem Daumen bewegt werden. Umgekehrt erfolgt bei jeder Adduktionsbewegung die Annäherung des Daumens an die übrigen vier Finger nicht allein durch eine Bewegung des Daumens; auch die restlichen vier Finger führen eine entsprechende Gegenbewegung durch. In dieser Weise spielen sich für gewöhnlich alle *G r e i f b e w e g u n g e n* ab. Wenn wir nun im Versuch so vorgehen, daß der eine der bewegten Anteile tatsächlich an Ort und Stelle verbleibt, so erleben wir eigenartige Scheinbewegungen. Diese äußern sich darin, daß beim Spreizen (Abduktion des Daumens) die Finger scheinbar stärker auseinander gehen, als dies in Wirklichkeit der Fall ist; umgekehrt nähern sie sich bei der Adduktion stärker, als es den tatsächlich gegebenen Verhältnissen entspricht.

Bei Versuchen, die ich in dieser Richtung habe durchführen lassen ¹⁰, konnten bei Betätigung des Daumens für sich allein die Abduktionsbewegungen in einem Umfang bis etwa 70°, bei Inanspruchnahme der restlichen vier Finger in einem solchen von nur bis etwa 50° erfolgen. Im ersten Falle führte der Daumen eine Bewegung durch, während die übrigen vier Finger, vom zweiten bis zum fünften, fixiert waren und an Ort und Stelle verblieben. Im zweiten Falle waren die vier Finger beweglich, während der Daumen fixiert war.

Es sollten nun im haptisch-optischen Vergleich, wobei der in Abb. 5 wiedergegebene Apparat benutzt wurde, die Winkel ermittelt werden, die der Daumen mit den restlichen vier Fingern bei Durchführung von Bewegungen verschiedenen Ausmaßes einschloß. Die Versuche wurden in der verschiedenartigsten Weise variiert und sowohl an der rechten als auch an der linken Hand durchgeführt. Es hat sich dabei vor allem die eine Tatsache herausgestellt, daß es einen wesentlichen Unterschied aus-

Abb. 6. Abhängigkeit der Größe des Faktors f von dem Ausmaß des haptisch dargebotenen Winkels bei Spreizung der Finger. Versuche mit der rechten Hand (Abduktionsbewegungen) bei Vp. 1. In diesem Falle ist der Daumen beweglich, während die vier Finger fixiert sind. In der Abszisse sind die haptisch dargebotenen Winkel in Grad, in der Ordinate die Faktoren f angegeben. Man beachte, daß der Schnittpunkt von Abszisse und Ordinate bei den Graden 0, bei dem Faktor f 1 entspricht. f ist größer als 1,0. Die Kurve ist bei langsamer Ausführung der Bewegung ausgezogen, bei schneller Ausführung der Bewegung punktiert.



macht, ob die Bewegungen langsam oder aber schnell durchgeführt werden. Im ersten Falle betrug c_m , die mittlere Geschwindigkeit, 2, im zweiten Falle 10 cm/sec.

Berücksichtigen wir als erstes den langsamen Abduktionsvorgang bei Bewegungen geringen Ausmaßes (A schwankt zwischen 3 bis 6°), so ist der Unterschied zwischen B und A, s. Tabelle 6, in Winkelgrad gemessen und als B—A ausgedrückt, recht beträchtlich. Vergrößert man A, so nimmt diese Differenz noch weiter zu. Sie erreicht im Falle von A = 30° ein Maximum und fällt dann bis zu 70° langsam wieder ab, ohne indessen den ursprünglichen Wert zu erreichen.

Tabelle 6

Langsame Abduktionsbewegungen des Daumens verschiedenen Ausmaßes bei Fixation der übrigen vier Finger. Versuche mit der rechten Hand. Unter A ist der haptisch aufgenommene, unter B der optisch eingestellte Winkel nach Durchführung der erforderlichen Bewegung verzeichnet, beide in Grad. f stellt die Beziehung B/A dar. Vp. bedeutet Versuchsperson.

Vp. 1			Vp. 2	
A	B	f	B	f
3	11	3,67	9	3,00
6	15	2,50	13	2,17
9	20	2,23	18	2,00
22	44	2,00	34	1,54
35	55	1,57	52	1,48
49	64	1,30	59	1,20
57	68	1,20	70	1,23
69	82	1,19	79	1,14

Qualitativ gleichartig, quantitativ aber verschieden, spielen sich die Erscheinungen ab, wenn man dieselbe Bewegung schnell durchführen läßt, vgl. Abb. 6 und 7. Es sind jetzt nämlich die Unterschiede zwischen B und A lange nicht so ausgeprägt wie bei langsamer Bewegung; unter allen Umständen ist aber B größer als A. Das Ausmaß der wirklich durch-

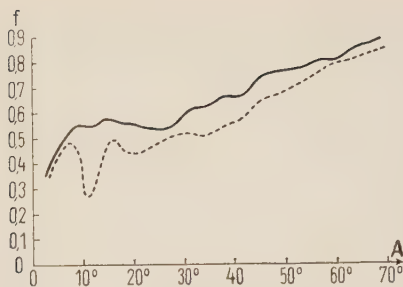


Abb. 7. Abhängigkeit der Größe des Faktors f von dem Ausmaß des haptisch dargebotenen Winkels bei Spreizung der Finger. Versuche mit der rechten Hand (Abduktionsbewegungen) bei Vp. 1. In diesem Falle ist der Daumen beweglich, während die vier Finger fixiert sind. In der Abszisse sind die haptisch dargebotenen Winkel in Grad, in der Ordinate die Faktoren f angegeben. Man beachte, daß der Schnittpunkt von Abszisse und Ordinate bei den Graden 0, bei dem Faktor f ebenfalls 0 entspricht. f pendelt jetzt zwischen 0 und 1,0. Der Maßstab ist jetzt der doppelte gegenüber Abb. 6. Die Kurve ist bei langsamer Ausführung der Bewegung ausgezogen, bei schneller Ausführung der Bewegung punktiert.

geführten Bewegung wird bei allen Abduktionsvorgängen wesentlich überschätzt. Der Grad dieser Überschätzung findet in dem Faktor f seinen Ausdruck, der B/A entspricht und bei kleinen Winkeln sehr groß ist; er erreicht da beinahe 4, von da ab fällt f , wie die Abb. 6 lehrt, hyperbolisch ab, bei Durchführung langsamer Bewegungen aber sehr viel steiler als bei Durchführung schneller Bewegungen. Damit nähert er sich 1,0, das ist einem Wert, der bei Bewegungen großen Ausmaßes (von etwa 70°) beinahe erreicht wird.

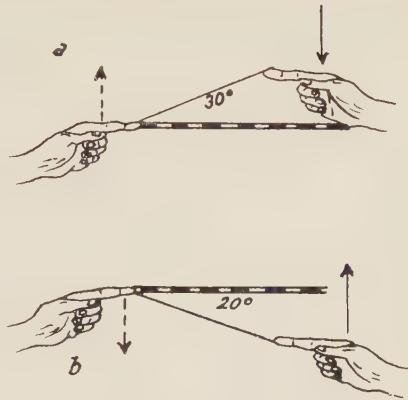
Anders liegen die Dinge, wenn Adduktionsbewegungen durchgeführt werden. In diesem Falle ist, s. Tabelle 7, B ausnahmslos kleiner als A . Die Differenz $A-B$ nimmt mit steigendem Ausmaß der Adduktionsbewegung anfänglich zu. Das Maximum wird für diesen Wert bei etwa 40° Bewegungsausmaß erreicht. Von da an ist wieder ein Abfall zu verzeichnen, ohne daß der früher gefundene Wert erreicht wird. Bildet man jetzt die Beziehung $B/A (= f)$, so ist dieser Wert ausnahmslos kleiner als 1, s. auch Abb. 7. Er beträgt bei Adduktionsbewegungen kleinen Ausmaßes 0,33 und nähert sich mit Zunahme der Größe der durchmessenden Strecke allmählich 1,0, ohne daß dieser Wert in Wirklichkeit erreicht wird.

Tabelle 7

Langsame Abduktionsbewegungen des Daumens verschiedenen Ausmaßes bei Fixation der übrigen vier Finger. Versuche mit der rechten Hand. Unter A ist der haptisch aufgenommene, unter B der optisch eingestellte Winkel nach Durchführung der erforderlichen Bewegung verzeichnet, beides in Grad. f stellt die Beziehung B/A dar. Vp. bedeutet Versuchsperson.

A	Vp. 1		Vp. 2	
	B	f	B	f
3	1	0,33	2	0,67
6	3	0,50	3	0,50
9	5	0,56	4	0,45
22	12	0,55	11	0,50
35	22	0,63	21	0,60
49	37	0,76	37	0,76
57	46	0,81	45	0,79
69	61	0,89	61	0,89

Abb. 8. Die Spitze des Zeigefingers der rechten Hand soll in einer Frontalebene so eingestellt werden, daß ihre Verbindungslinie mit der Spitze des gleichen Fingers der linken, ruhenden Hand objektiv frontalhorizontal verläuft. In Wirklichkeit erfolgt die Einstellung so, daß die objektive Verbindungslinie (ausgezogen) mit der subjektiven (Eisenbahnlinie) einen Winkel einschließt. Die wirkliche Bewegung ist mit einem ausgezogenen Pfeil, die scheinbare Bewegung mit einem gestrichelten Pfeil angedeutet. a) die Bewegung der rechten Hand erfolgt von oben nach unten, b) die Bewegung der rechten Hand erfolgt von unten nach oben.



b) In einer weiteren Versuchsreihe¹¹ wurde so vorgegangen, daß die beiden Hände in einer Frontalebene arbeiteten. Dabei verblieben die Finger der einen Hand an Ort und Stelle, waren also fixiert, während die der anderen Hand eine Drehbewegung verschiedenen Ausmaßes durchführten. Das konnte im Sinne des Uhrzeigers, also von oben nach unten, aber auch im entgegengesetzten Sinne, das ist von unten nach oben, erfolgen. In diesem Falle fand jene Vorrichtung Verwendung, die in Abb. 8 wiedergegeben ist. Die Aufnahme des durchgemessenen Winkels erfolgte haptisch, sein Aufzeigen optisch.

Auch unter diesen Bedingungen machen sich scheinbare Gegenbewegungen der Finger der ruhenden Hand bemerkbar und erschweren bzw. verzerren die Lagebeurteilung. Dies kann man schon aus ganz einfachen Versuchen entnehmen¹². Man braucht nur — ohne Verwendung eines eigenen Apparates — die eine Hand langsam von oben nach unten zu bewegen, während die andere ruht. Zweckmäßig geht man darauf aus, die äußersten Fingerspitzen so einzustellen, daß ihre Verbindungslinie frontalhorizontal zu verlaufen scheint. Es ergibt sich dann, daß diese „subjektive“ Frontalhorizontale mit der objektiven Frontalhorizontalen, s. Abb. 8, einen Winkel einschließt, der kleiner ist als 180° . Die Größe dieses Winkels hängt von der Art der Bewegung der Hand ab, ob diese von oben nach unten oder aber von unten nach oben vor sich geht. Im ersten Falle erscheint der Winkel etwas größer als im zweiten.

Die Versuche wurden in einem Bereich von 0 bis 90° durchgeführt. Sie erfuhren eine mannigfache Variation in bezug auf das Ausmaß und die Richtung der Bewegung. Im großen ganzen macht es keinen Unterschied aus, ob die rechte oder linke Hand ruhte, während die linke bzw. rechte in Bewegung war; wohl aber war es wieder von Bedeutung, ob die Bewegung langsam oder schnell vor sich ging. Im ersten Falle waren die Täuschungen mit den damit aufkommenden scheinbaren Verstellungen der Gliedmaßenanteile sehr viel stärker ausgeprägt als im zweiten. In den Tabellen 8 und 9 sind die gefundenen Werte zusammengestellt und zwar bei langsamer und schneller Durchführung der Bewegung von seiten des

Mittelfingers der rechten Hand; der Mittelfinger der linken Hand blieb dabei an Ort und Stelle. B erweist sich auch in diesem Falle beträchtlich größer als A. Dies gilt in erster Linie für Bewegungen kleinen Ausmaßes. Je mehr sich der durchmessene Winkel 90° nähert, um so mehr kommt B an A heran. Die beiden Winkel, der haptisch aufgenommene und der optisch aufgezeigte, sind gleich, wenn die durchmessene Strecke 90° beträgt. Es hängt dies damit zusammen, daß wir doch im großen ganzen sehr

Tabelle 8

Auf dem fixierten Punkte befindet sich der Mittelfinger der linken Hand, auf dem beweglichen Punkt der Mittelfinger der rechten Hand. Die Bewegung wird langsam durchgeführt. Es bedeuten: A das Ausmaß des Winkels, der bei der Bewegung durchgemessen wird, B den Mittelwert des optisch aufgezeigten Winkels, beides in Grad, f einen Faktor, der die Beziehung B/A zum Ausdruck bringt. Unter U sind die Werte verzeichnet, wenn die Bewegung von oben nach unten, unter O, wenn die Bewegung von unten nach oben durchgeführt wird.

A	Vp. 1			Vp. 2			B	f
	U	O		U	O			
	B	f	B	f	B	f	B	f
4	13	3,25	11	2,75	11	2,75	11	3,75
6	14	2,33	14	2,33	16	2,66	18	3,00
10	23	2,30	23	2,30	20	2,00	20	3,00
22	39	1,77	37	1,63	43	1,95	40	1,77
41	61	1,49	57	1,39	65	1,58	56	1,36
64	79	1,23	76	1,19	75	1,17	75	1,17
90	90	1,00	90	1,00	90	1,00	90	1,00

Tabelle 9

Auf dem fixierten Punkte befindet sich der Mittelfinger der linken Hand, auf dem beweglichen Punkt der Mittelfinger der rechten Hand. Die Bewegung wird schnell durchgeführt. Es bedeuten: A das Ausmaß des Winkels, der bei der Bewegung durchgemessen wird, B den Mittelwert des optisch aufgezeigten Winkels, beides in Grad, f einen Faktor, der die Beziehung B/A zum Ausdruck bringt. Unter U sind die Werte verzeichnet, wenn die Bewegung von oben nach unten, unter O, wenn die Bewegung von unten nach oben durchgeführt wird.

A	Vp. 1			Vp. 2			B	f
	U	O		U	O			
	B	f	B	f	B	f	B	f
4	10	2,50	9	2,30	10	2,50	9	2,25
6	11	1,83	11	1,83	12	2,00	12	2,00
10	17	1,70	16	1,60	20	1,90	19	1,90
22	32	1,45	29	1,35	30	1,36	33	1,50
41	51	1,24	50	1,22	49	1,20	52	1,27
64	72	1,13	72	1,13	70	1,09	74	1,16
90	90	1,00	90	1,00	90	1,00	90	1,00

sicher in der Lage sind*, die beiden Hände so einzustellen, daß die Verbindungslinie der beiden Finger rechts bzw. links frontalhorizontal verläuft. Das hat sich auch bei früheren Versuchen ergeben^{13, 14}.

Die Differenz $B-A$ ist anfänglich sehr groß. Sie nimmt bis zu einem Winkelausmaß von 35 bis 40° weiter zu und fällt nach Erreichen eines Maximums bei weiterer Steigerung des Winkels, der durchgemessen werden soll, bis auf 0 herab. Interessant ist auch die Beziehung B/A ; der Wert für f ist anfänglich sehr groß, er übersteigt 3 , dann fällt er zuerst sehr steil, später sachte ab und nähert sich der Abszisse, s. Tabelle 8; der Wert von $1,0$ wird bei 90° erreicht. Die Ergebnisse schwanken individuell etwas, sie hängen aber auch davon ab, ob die Bewegung von oben nach unten oder von unten nach oben durchgeführt wird. Im ersten Falle sind die Werte für B/A zumeist, aber nicht etwa ausnahmslos, größer als im zweiten. Der Abfall der Faktoren f spielt sich in Form einer Hyperbel ab. Diese verläuft aber etwas sachter, wenn die Bewegung *rasch* durchgeführt wird. Dies hängt damit zusammen, daß B/A jetzt etwas kleiner ist als bei Durchführung einer langsamen Bewegung. Hervorzuheben ist es, daß die Differenz $B-A$ bei schneller Durchführung der Bewegung nicht sehr stark von demjenigen Wert abweicht, der bei langsamer Bewegung ermittelt wurde. Jedenfalls lehren es auch diese Versuche, daß es infolge der scheinbaren Gegenbewegungen zu einer fälschlichen Beurteilung der Lagerung der beiden Hände zueinander kommt.

c) Sehr ausgeprägte Scheinbewegungen erlebt man, wenn man nicht bloß darauf ausgeht, eine Einstellung der beiden Hände auf gleichhoch vom Erdboden bzw. gleichweit vom Körper vorzunehmen. Sie treten auch ins Spiel, wenn man es prüft, mit welcher Sicherheit die Entfernung der Fingerspitzen der beiden Hände beurteilt wird, wenn man die Hände voneinander entfernt bzw. sie einander nähert. Dabei muß der Versuch natürlich so angestellt werden, daß die Finger der einen Hand ihre Stellung im Raum in Wirklichkeit nicht verändern, während die Finger der anderen Hand eine Art von Abduktion bzw. Adduktion verschiedenen Ausmaßes und bei wechselnder Geschwindigkeit durchführen.

Diese Versuche¹⁵ wurden mit Hilfe des in Abb. 9 wiedergegebenen Apparats durchgeführt. Auch sie erfuhren mannigfache Variationen, je nachdem die Finger der rechten oder linken Hand ruhten, während die der linken bzw. rechten bewegt wurden, sei es mit geringer, sei es mit hoher mittlerer Geschwindigkeit. In diesem Falle erfolgte die Aufnahme der Entfernung der Finger der beiden Hände wieder auf haptischem, das Aufzeigen auf optischem Wege. Diesmal wurden aber die Werte für A und B nicht in Grad, sondern in cm ermittelt.

Die Bestimmung der Entfernung, in der sich die Finger voneinander im Versuch befinden, stößt auf nicht geringe Schwierigkeiten. Im Zusammen-

* Freilich haben wir dabei am besten so vorzugehen, daß wir die gestreckten Finger der rechten und linken Hand einander von den Seiten nähern. Die Ausgangsstellung der Arme ist dann meist so, daß es bei einer Einwärtsbewegung zu einer Berührung der Finger kommen kann.

fähr 1,5 bis 2,0 und nähert sich bei den großen Strecken bis 1,0. Der Abfall vollzieht sich in Form einer Hyperbel.

Etwas anders liegen die Dinge, wenn die Bewegung von außen nach innen (Adduktion) durchgeführt wird. Die gefundenen Werte sind in Tabelle 11 zusammengestellt. In diesem Falle wird der wirklich durchgemessene Weg unterschätzt. B ist jetzt kleiner als A. Auch in

Tabelle 10

Scheinbare Verlängerung einer haptisch dargebotenen Strecke A in cm, wenn die Finger der linken Hand an Ort und Stelle verbleiben, während die der rechten Hand langsam nach außen bis zum Endpunkt der Strecke bewegt werden. Der Mittelwert der Einstellung ist jeweils in cm unter B verzeichnet; f ist ein Faktor, der die Beziehung B/A zum Ausdruck bringt.

A	Vp. 1		Vp. 2	
	B	f	B	f
5	9,9	1,98	6,4	1,28
8	11,8	1,47	9,3	1,16
17	23,6	1,38	18,4	1,08
29	36,8	1,26	30,1	1,03
35	44,3	1,26	35,7	1,02
50	56,1	1,12	51,0	1,02

Tabelle 11

Scheinbare Verkürzung einer haptisch dargebotenen Strecke A in cm, wenn die Finger der linken Hand an Ort und Stelle verbleiben, während die der rechten Hand langsam nach innen bis zum Endpunkt der Strecke bewegt werden. Der Mittelwert der Einstellung ist jeweils in cm unter B verzeichnet; f ist ein Faktor, der die Beziehung B/A zum Ausdruck bringt.

A	Vp. 1		Vp. 2	
	B	f	B	f
5	3,8	0,76	4,5	0,90
8	6,5	0,81	6,5	0,81
17	13,4	0,78	13,3	0,78
29	24,7	0,85	25,5	0,87
35	30,6	0,87	30,5	0,87
50	48,0	0,96	46,9	0,93

diesem Falle nimmt die Differenz B—A bis zu etwa 30 cm Streckenlänge zu und fällt dann wieder ab, bis bei einer durchgemessenen Strecke von 50 cm B ungefähr so groß ist wie A. Jetzt sind die Faktoren B/A kleiner als 1. Bei einer Streckenlänge von 5 cm finden wir für f Werte um 0,75. Diese Größe steigt fortlaufend an, bis bei 50 cm Streckenlänge der Wert von 1,0 erreicht wird, vgl. auch Abb. 10.

Allerdings gelten diese Angaben nur für eine langsame Durchführung der Bewegung. Wird diese schnell durchgeführt, so erweisen sich A—B genau so wie B—A sehr viel kleiner als bei einer geringen mittleren Geschwindigkeit der Bewegung. Diese spielt eben für das Aufkommen der

Täuschungen eine nicht unwichtige Rolle. Bei 50 cm Streckenlänge, die ungefähr der Entfernung der beiden parallel zueinander eingestellten Hände entspricht, uns also besonders vertraut ist, täuschen wir uns über das Geschehen kaum mehr. Daß auch in diesem Falle gewisse individuell bedingte Schwankungen in den Werten $B-A$ bzw. $A-B$ und im Zusammenhang damit für f zu verzeichnen sind, ist nicht weiter befremdlich. Es hängt dies in erster Linie mit der Sicherheit der Selbstbeobachtung bei der betreffenden Vp. zusammen.

Man wird sich mit Recht die Frage vorlegen, worauf diese Scheinbewegungen zurückzuführen sind bzw. mit welchen inneren oder äußeren Vorgängen sie zu tun haben. In erster Linie ist dafür eine einfache Bewußtseinstatsache verantwortlich zu machen, nämlich eine Feststellung, die wir während des Lebens ununterbrochen treffen können: Die Kenntnis, daß wir die Teile unseres Körpers in mannigfacher Weise gegeneinander verstellen können und daß die Durchführung dieser Bewegungen unter normalen Verhältnissen jederzeit möglich ist. Diese „innerlichen“ Faktoren sind für das Aufkommen der scheinbaren Gegenbewegungen von außerordentlicher Bedeutung. In dem Augenblick, wo wir diese Überzeugung verlieren oder wo sie von vornherein nicht gegeben ist, sind die scheinbaren Gegenbewegungen nicht mehr festzustellen; wir verfallen dann auch nicht mehr den durch sie bedingten Lage- und Entfernungstäuschungen.

Dazu kommt ein wesentlicher äußerer Faktor. Bei Bewegung eines Körperteils betätigen wir diesen im allgemeinen nicht allein. Wir trachten vielmehr das Geschehen dadurch zu unterstützen, daß wir gleichzeitig Gegenbewegungen eines benachbarten Körperteils durchführen. Das sind Vorgänge, die sich im Laufe der Zeit derart einschleifen, daß sie zuletzt völlig unbewußt erfolgen. Durch die normalerweise wirklich durchgeführten Gegenbewegungen wird es erzielt, daß der gewünschte End-erfolg der beiden Bewegungen leicht und schnell herbeigeführt wird. Dies kommt ja vor allem bei jeglicher Form von Greifen in Frage. Abduktion und Adduktion spielen bei diesem Geschehen also eine ausschlaggebende Rolle. Dabei ist es vollkommen gleichgültig, welche Körperteile daran beteiligt sind. Es wird ja bei der Durchführung von Willkürbewegungen eines jeden Körperteils stets einen anderen geben, der zumindest eine Gegenbewegung durchzuführen vermag. Es handelt sich darin um Vorgänge, die bei allen Arten von manueller Arbeit von größter Wichtigkeit sind.

Solche Willkürbewegungen lassen sich schon bei Drehung des Kopfes nachweisen. Wenn wir den Kopf nach rechts, so bewegt sich für gewöhnlich vielfach die rechte Schulter dem Kopfe entgegen, während sich die linke von ihm gleichzeitig entfernt im Zusammenhang damit, daß die Verbindungslinie der beiden Schultergelenke für gewöhnlich ein einheitliches Ganzes darstellt. Ein analoges Geschehen ist zu verzeichnen, wenn wir eine Kopfwendung nach links vollziehen. Neigen wir den Kopf zur rechten Schulter, so wird diese für gewöhnlich gleichzeitig etwas

gehoben, während aus dem gleichen Grunde, den wir vorhin angeführt haben, die linke eine Senkung erfährt. Analoge Verhältnisse liegen vor, wenn wir den Kopf zur linken Schulter neigen. Etwas anders liegen scheinbar die Dinge, wenn wir eine *Kopfbiegung* nach vorn bzw. nach hinten vornehmen. Jeder wird sagen, daß in diesem Falle eine Gegenbewegung des Brustkorbs mit Rücksicht auf die notwendig gegebene Versteifung der Wirbelsäule nicht zustande kommt. Hier kann es allerdings unterstützend wirken, daß bei der Atmung der Brustkorb zeitweise gehoben, zeitweise gesenkt wird. Im Zusammenhang mit dieser Tatsache verankert sich in uns die Vorstellung, daß bei Biegung des Kopfes nach vorn der Brustkorb gleichzeitig gehoben, bei Biegung des Kopfes nach hinten gleichzeitig gesenkt wird.

Sicher spielen bei all diesen Vorgängen auch gewisse Wahrnehmungen von seiten des „inneren“ Auges eine nicht unwichtige Rolle. Schon für den letzteren Fall können wir es ja hervorheben, daß bei Biegung des Kopfes nach vorn die Augen dem Brustkorb genähert, bei Biegung nach hinten von ihm entfernt werden. Die Entfernung Augen—Brustkorb erfährt also im ersten Fall auch objektiv eine Verkleinerung, im zweiten eine Vergrößerung. Das spielt wohl sicher in das Geschehen herein.

Ganz ausgeprägt ist die Zusammenarbeit von Muskelgruppen im Sinne von Gegenbewegungen dann, wenn wir mit unseren Gliedmaßen nach einem Gegenstand greifen, sei es mit zwei Anteilen einer Extremität, wie z. B. mit zwei Fingern, sei es mit Fingern der beiden Extremitäten rechts und links. Bei den üblichen Greifbewegungen mit den Fingern nähern wir ja nicht nur den Daumen den restlichen vier Fingern, es bewegen sich gleichzeitig die restlichen vier Finger dem Daumen entgegen. Wenn wir zum Zwecke des Erfassens eines Gegenstandes im vorderen Tastraum eine Einwärtsbewegung des einen Armes durchführen, so bewegen wir gleichzeitig den anderen Arm ihm entgegen, also in der entgegengesetzten Richtung. Demgemäß sind uns die Erscheinungen der Gegenbewegungen infolge der Erfahrungen des Lebens außerordentlich geläufig. Alle diese Vorgänge sind also innerlich sehr stark „verankert“.

Wenn nun die übliche Gegenbewegung aus irgendeinem Grunde nicht zustande kommt, sei es, daß sie willkürlich von innen bzw. außen gehemmt wird, sei es, daß sie tatsächlich infolge Muskellähmung undurchführbar ist, so beurteilen wir das Geschehen trotzdem so wie in der *Norm*. Dann aber müssen wir zwangsläufig scheinbare Gegenbewegungen erleben; freilich müssen die willkürlich durchgeführten Bewegungen zweckmäßig in einer solchen Richtung statthaben, daß tatsächlich die Möglichkeit einer Gegenbewegung gegeben ist. Wenn dies nicht der Fall ist, kommen Bewegungstäuschungen¹⁶, wenn überhaupt, nur sehr schwer auf. Es muß also die Bewegung in der Gegenrichtung zumindest im Bereich der Möglichkeiten liegen.

Hier sollen noch die merkwürdigen Scheinbewegungen gestreift werden, die seinerzeit *Vierordt* beobachtet hat und die von mir in der mannigfachsten Weise ergänzt wurden. Diese merkwürdigen Täuschungen sind

zu den Versuchsergebnissen von *Purkyně*^{17, 18} im sogenannten „Regenbad“ (einer Art Brause) in Analogie zu setzen. *Purkyně* hat nämlich beim Hinweglaufen von Tropfen über die Rückenhaut die Beobachtung gemacht, daß Scheinbewegungen zur Beobachtung gelangen, die der wirklichen Bewegung entgegengesetzt sind. Freilich sind im ersten Falle die Versuchsbedingungen nicht als sehr reichlich anzusehen; beim Regenbad laufen nämlich zahllose Tropfen über den Rücken hinweg, so daß die Beobachtung eines einzelnen Tropfens oder einiger weniger Tropfen auf ungewöhnlich große Schwierigkeiten stößt. Es hat also schon ein so ausgezeichnete Beobachter wie *Purkyně* dazu gehört, diese Gegenbewegungen in einem solchen Falle festzustellen. Sie sind in der von *Vierordt* bzw. von mir gewählten Form sehr viel leichter nachzuweisen.

Sie spielen sich im großen ganzen auf einer objektiv ruhenden Hautfläche ab. Man kann sie einer gewissen Deutung zuführen, wenn man an die sogenannten „K r a t z b e w e g u n g e n“ denkt. Dabei bewegen sich ja vielfach zwei Hautanteile gegeneinander, nicht nur die Hand, die kratzt, sondern auch die Hautfläche, auf der das Kratzen erfolgt. Damit hängt es offenbar zusammen, daß für den Fall einer Hemmung der letzteren Bewegung immer noch eine Bewegungstäuschung aufkommt. Dabei ist es natürlich nicht von der Hand zu weisen, daß für die Beurteilung dieser Verhältnisse auch das „innere“ Auge¹⁹ von Bedeutung ist, denn schließlich vermerken wir ja die Verstellungen, die bei diesem Geschehen zu verzeichnen sind.

In diesem Zusammenhang ist es nicht uninteressant hervorzuheben, daß diese Form der Bewegungstäuschung nicht bloß dann aufkommt, wenn wir mit einem Stäbchen oder Finger über die Haut hinwegfahren. Wir erleben sie sogar, wenn wir eine Art von „Sprung“ von einer zur anderen Stelle vornehmen. „Springen“ wir mit der einen Hand von distal nach proximal, so bewegt sich scheinbar die andere ruhende Hand nach vorn, springen wir von proximal nach distal scheinbar nach hinten. Es spielt auch keine Rolle, ob die Bewegungen von ulnar nach radial bzw. umgekehrt erfolgen; doch setzt dies unter allen Umständen voraus, daß die wirklich durchgeführte Bewegung mit einer l a n g s a m e n mittleren Geschwindigkeit vor sich geht.

Die Möglichkeit der Durchführung einer Gegenbewegung spielt bei diesem Geschehen eine ausschlaggebende Rolle. Dies lehrt ein ganz einfacher Versuch: Wir brauchen ja weder die Bewegung noch den Sprung in der Längs- bzw. Querrichtung einer Extremität durchzuführen, es kann dies auch in s c h r ä g e r Richtung geschehen. Dann aber kommen die Täuschungen sehr viel schwerer auf im Zusammenhang damit, daß in diesem Falle die Gegenbewegungen in einer Richtung zu erfolgen hätten, die ungewohnt ist. Es spielen also bei den scheinbaren G e g e n b e w e g u n g e n g e w o h n h e i t s m ä ß i g verankerte Vorgänge eine außerordentlich große Rolle. Es zeigt sich stets von neuem, daß uns eine bestimmte Lagerung der Gliedmaßen, auch bestimmte Bewegungen derselben, nach Richtung und Größe irgendwie durch vielseitige Handhabung besonders vertraut und demgemäß in uns besonders verankert sind.

Es sei hier noch darauf hingewiesen, daß sich Bewegungstäuschungen auch dann bemerkbar machen, wenn man einen Druck auf die Hautfläche ausübt, doch stößt die Beobachtung hier auf nicht geringe Schwierigkeiten. Solche Versuche sind mit Aussicht auf Erfolg natürlich nur an denjenigen Stellen der Haut durchzuführen, unter denen weiches Gewebe gelagert ist. Ich werde gelegentlich anderer Versuche darüber eigens berichten. Hier soll auf diese Erscheinung nur kurz hingewiesen werden.

Zur Klärung der scheinbaren Gegenbewegungen soll hier der Gedanke an Irradiationsvorgänge im Gehirn behandelt werden. Es könnten ja ganz gut die Verhältnisse so liegen, da im Zusammenhang mit den Antrieben, die von der Großhirnrinde bei der Durchführung einer Bewegung ihren Ausgang nehmen, infolge Irradiationsprozessen in der Rinde auch benachbarte Anteile in Tätigkeit geraten. Diese Irradiationsprozesse sind uns ja durch Pawlow²⁰ sehr genau bekannt. Es wäre nun tatsächlich denkbar, daß sich diese Vorgänge bei der Ableitung der elektrischen Ströme von der Großhirnrinde auch objektiv nachweisen lassen. Dies ist allerdings nur eine Arbeitshypothese, deren Berechtigung erst auf experimentellem Wege geprüft werden muß. Bei dieser Gelegenheit wird es notwendig sein, eine Entscheidung zu fällen, ob die sogenannten Innervationsantriebe²¹, wie sie schon seit Jahrzehnten im Schrifttum eine Rolle spielen, bei diesem Geschehen gegebenenfalls bedeutungsvoll sind.

Zusammenfassung

Es wurden die scheinbaren Gegenbewegungen einer Untersuchung unterworfen, die man an ruhenden Gliedmaßenanteilen beobachtet, wenn in ihrer Umgebung wirklich Bewegungen durchgeführt werden. Für ihr Aufkommen ist es von ausschlaggebender Bedeutung, daß man um die Verschieblichkeit der einzelnen Körperanteile weiß und daß an und für sich eine solche Gegenbewegung möglich ist. Das gemeinsame Prinzip aller dieser haptischen Scheinbewegungen ist der Vorgang der Ab- und Adduktion. Dabei entfernen sich die Gliedmaßenanteile voneinander bzw. von dem Rumpf oder sie nähern sich einander oder dem Rumpf. Diese Bewegungen erfolgen in bezug auf die beiden Gliedmaßenanteile jeweils in entgegengesetzter Richtung. Wird nun aus irgendeinem Grunde die Bewegung des einen Gliedmaßenanteils innerlich gehemmt oder äußerlich unmöglich gemacht, z. B. durch Lähmung, so beurteilen wir das Geschehen trotzdem so, als ob es in Wirklichkeit stattgehabt hätte, wie dies in der Norm der Fall ist. Infolgedessen müssen Scheinbewegungen aufkommen. Für ihr Zustandekommen sind also gewohnheitsmäßig verankerte Vorgänge von größter Wichtigkeit.

Die Scheinbewegungen lassen sich messend verfolgen, indem man das Ausmaß der scheinbar durchgeführten Bewegung zu dem Ausmaß der wirklich durchgeführten Bewegung in Beziehung setzt, entweder auf dem Wege der haptischen Aufnahme und haptischen Einstellung oder auf dem Wege der haptischen Aufnahme und optischen Einstellung. Sie wurden untersucht bei Drehbewegungen des Kopfes in bezug auf die Verlagerung der Schulterquerverbindung, ferner in bezug auf die Einstellung der oberen Extremitäten in frontalthorizontaler, sagittalthorizontaler und vertikaler Richtung. Weiter wurden sie geprüft in bezug auf Greifbewegungen mit Anteilen eines Arms und bei Verwendung beider Arme in bezug auf Lage und Entfernung der Fingerspitzen voneinander.

Die Scheinbewegungen hängen von einer ganzen Anzahl von Faktoren ab. Es spielt die mittlere Geschwindigkeit der Bewegung eine wichtige Rolle. Die Scheinbewegungen kommen in uns um so leichter auf, je langsamer die wirkliche Bewegung durchgeführt wird*. Weiter ist die Art der Bewegung von Bedeutung, je nachdem sie bei einer Kopfdrehung oder bei der Greifbewegung der Arme zustande kommt. Auch das Ausmaß der Bewegung spielt eine Rolle, indem, wenigstens bei Kopfdrehungen, die Größe der scheinbar durchgeführten Bewegungen dem Ausmaß der wirklich durchgeführten parallel geht. Bei Greifbewegungen liegen die Dinge etwas anders, weil hier beim Übergang von Bewegungen kleinen zu solchen großen Ausmaßen im allgemeinen ein Maximum durchschnitten wird. Wir erleben die Scheinbewegungen am besten, wenn wir die Aufmerksamkeit auf die objektiv ruhenden Gliedmaßenanteile lenken. Bei diesem Geschehen ergeben sich eigenartige mathematische greifbare Beziehungen²¹.

Die beschriebenen Scheinbewegungen sind nicht nur für den Physiologen, sondern auch den Neurologen von Interesse²³. Der letztere muß von ihnen Kenntnis nehmen, wenn er die Situation und das Verhalten eines Kranken richtig zu beurteilen wünscht. Es könnte ja ganz gut der Fall gegeben sein, daß der Kranke derartigen Täuschungen verfällt, die vom Arzt in Unkenntnis der Sachlage als etwas Pathologisches angesehen werden. Man spricht leicht und leichtfertig von „Illusionen“ bei Nervenkranken. Nicht selten handelt es sich um ganz richtige Beobachtungen von seiten dieser Leute. Gerade Nervenkranken beobachten sich ständig; zu ihren eigenen Ungunsten haben sie vielfach Zeit dazu.

Sicher spielen die scheinbaren Gegenbewegungen auch bei der üblichen Prüfung der „Tiefensensibilität“, sogar beim sogenannten Zeigeversuch, eine gewisse Rolle. Gerade im Zusammenhang mit Kopfdrehungen kommt es ja stets zu einer fälschlichen Beurteilung der Lage unserer Extremitäten.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß mit der Zeit diese Scheinbewegungen in eine „greifbare“ Form übergeführt werden, z. B. durch Ableitung der Hirnrindenströme. Gerade bei Ab- und Adduktionsbewegungen der Extremitäten ist es doch sehr wahrscheinlich, daß solche Ströme als Unterlage für derartige Täuschungen erkannt werden. Gleichgültig aber, ob man diese Erscheinungen in der Neurologie verwerten kann oder nicht, man muß von ihnen wissen und sie gegebenenfalls berücksichtigen. Schließlich besteht vom normalen zum pathologischen Geschehen immer ein gleitender Übergang.

Summary

The sensation of motion of motionless parts of extremities in the direction opposite to that of the motion really performed has been observed, if in the surroundings of the motionless limbs real motions are performed. From the abundant phenomena a few have been picked out which occur when the head is rotated, the fingers are abducted or adducted and both hands are moved in directions opposite to each other. By this way peculiar delusions occur in regard to the estimation of the position and of the distance.

Résumé

On observe les mouvements de réaction apparents des masses musculaires au repos quand des mouvements réels sont effectués au voisinage. Parmi le grand nombre d'observations on choisit quelques cas, par exemple lors de rotation de la tête, abduction et adduction des doigts, mouvements des 2 mains l'une par rapport à l'autre. De cette manière se produisent des positions étranges et des illusions d'éloignement.

* Natürlich darf die Bewegung nicht zu langsam erfolgen.

Schrifttum

1 *Vierordt, K.*, Grundriß der Physiologie des Menschen; 4. Aufl. s. § 305. S. 299. Tübingen 1871 — 2 *Vierordt, K.*, Die Bewegungsempfindung; Zschr. Biol. **12**, 266 (1876); beachte besonders S. 232—235 — 3 *v. Skramlik, E.*, Das „Innenbild“ des Kopfes in Normallage und nach deren Änderung; Festschrift für Prof. ten Cate „Acta Physiologica et Pharmacologica Neerlandica“ **6** (1957): 526 — 4 *Herbst, S.*, Über die Beeinflussung der Lage bevorzugter Punkte auf dem Kopf durch dessen Drehung. Med. Inaug. Diss. Berlin 1952 — 5 *Boitz, F.*, Die scheinbare Lage der Schulterquerverbindung nach Änderung der Kopflage. Med. Inaug. Diss. Berlin 1955 — 6 *Bennemann, M.*, Der Einfluß veränderter Kopfhaltung auf die Gliedmaßenstellung. Med. Inaug. Diss. Berlin 1952 — 7 *v. Skramlik, E.*, Lebensgewohnheiten als Grundlage von Sinnestäuschungen; Die Naturwissenschaften **13** 1925: 107 — 8 *Fiedler, R.*, Über die Lokalisation von Schallreizen in bezug auf die drei Hauptrichtungen des Raumes; Inaug. Diss. Berlin 1953 bzw. *Herrmann, K.*, Über die Lokalisation von Schallreizen bei veränderter Kopflage. Inaug. Diss. Berlin 1951 — 9 *v. Skramlik, E.*, Sind haptisch-optische Vergleiche zulässig? Zschr. Biol. **109** 1956: 14 — 10 *Brückner, Ch.*, Die scheinbaren Winkel, die die Gliedmaßenanteile bei Drehungen im Gelenk einschließen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1954 — 11 *Hartmann, H. U.*, Lagetäuschungen bei Bewegung von Gliedmaßenanteilen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1955 — 12 *v. Skramlik, E.*, Fehlerquellen bei der Prüfung der Sicherheit der Lagewahrnehmung. Zschr. inn. Med. Leipzig Jahrg. 9, **24** (1954): 1245 — 13 *Hallermann, I.*, Die haptische Beurteilung der Lage optisch aufgenommener Strecken; Inaug. Diss. Berlin 1951 — 14 *Hartung, F.*, Die optische Beurteilung der Lage haptisch aufgenommener Strecken; Inaug. Diss. Berlin 1951 — 15 *König, G.*, Entfernungstäuschungen bei Bewegung von Gliedmaßenanteilen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1953 — 16 *v. Skramlik, E.*, Über Bewegungstäuschungen im Gebiete des Tastsinnes; Zschr. Sinnesphysiol. Leipzig **56** (1925): 241 — 17 *Purkyně, J.*, Die Topologie der Sinne im allgemeinen nebst einem Beispiel eigentümlicher Empfindungen der Rückenhaut beim Gebrauche des Regenbades; Vjschr. prakt. Heilk. Prag **11** (1854): 1 — 18 *v. Skramlik, E.*, Kommentar zur Arbeit von Purkyně, J., Die Topologie der Sinne im allgemeinen nebst einem Beispiel eigentümlicher Empfindungen der Rückenhaut beim Gebrauche des Regenbades; im Druck — 19 *v. Skramlik, E.*, Psychophysiologie der Tastsinne; Leipzig 1937 — 20 *v. Skramlik, E.*, Die Auswirkungen der Lehre Pawlows; Dtsch. Gesd.wes. **32** (1951): 887 und **33** (1951): 917 — 21 *v. Skramlik, E.*, Über die Beeinflussungen der Tastwahrnehmungen durch Innervationsantriebe; Klin. Wschr. **3** (1924): 967 — 22 *Sitzlack, G.*, Über die mathematischen Unterlagen für die haptischen Scheinbewegungen; Inaug. Diss. Berlin 1954 — 23 *v. Skramlik, E.*, Über haptische Scheinbewegungen; Vortrag gehalten auf dem I. Kongress tschechoslov. Neurologen; Jeseník Herbst 1956

Aus dem Physiologischen Institut der Martin Luther-Universität Halle
(Direktor: Prof. Dr. B. Lueken)

Die bioelektrische Hirntätigkeit des Hamsters im Verlaufe des Erwachens aus Winterschlaf und Kältenarkose

Von P. Raths

Mit 6 Abbildungen

Eingegangen am 10. September 1957

Im Zuge der Arbeiten über Veränderungen der Aktivitätslage vegetativer Organsysteme in Winterschlaf (WS) und Kältenarkose (KN) sowie bei den zugehörigen Vorgängen des Erwachens (EWS bzw. EKN, Raths und Mitarb. 1953, 1956, 1957) erschien es wünschenswert, nähere Aufschlüsse über die Aktivität der einzelnen Hirnabschnitte bei diesen Zuständen zu erhalten. Wir benutzten als Versuchstier den Hamster (*Cricetus cricetus* L) und als Methode die Registrierung der bioelektrischen Hirntätigkeit, die bereits in ähnlicher Weise beim winterschlafenden Ziesel (Kayser und Mitarb. 1951, Rohmer und Mitarb. 1951), Waldmurmeltier (Lyman und Chatfield 1953), Goldhamster (Chatfield und Mitarb. 1951, 1954 a) und Hamster (Kayser 1957) angewandt worden war. Besonderes Gewicht legten wir auf die Feststellung des ersten Einsetzens der Tätigkeit verschiedener Hirngebiete im Verlaufe des EWS und des EKN. Zur Abrundung des Bildes wurden außerdem das Elektromyogramm bestimmter Muskelgebiete registriert und Beobachtungen über die Symptomatik des EWS und EKN angestellt.

Methodik

Die Hirnpotentiale wurden bei 35 Hamstern (*Cricetus cricetus* L) während des EWS und bei 25 Hamstern beim EKN registriert. Bei WS-Tieren wurden 2—3, bei KN-Tieren 4 Elektrodenpaare angebracht. Die Cortexaktivität wurde mit Zwillingselektroden in Form von Silberknöpfchen, die subcorticalen Potentiale mit Zwillingsstahlnadeln von 0,18 mm Dicke bipolar, gelegentlich monopolar, abgeleitet. Der Elektrodenabstand betrug 0,5 bis 0,7 mm. Die Elektroden waren in Kunststoffhalter gefaßt und mit den Ableitedrähnen verlötet. Die Tiefenelektroden führten wir nach selbst gefertigten Gehirnkarten (Raths 1953/1954) und entsprechenden Koordinatensystemen mit einem Kriegschens stereotaktischen Gerät (Krieg 1946) ein und befestigten sie mit schnell härtendem Phosphatzement an einem Kunststoffsockel, der mittels zweier Schraubchen am Schädeldach angebracht wurde. Für die Ableitung beim EWS wurden die Tre-

panationen und die Elektrodenmontage ohne Narkose in tiefster Lethargie (Oraltemperatur 2,4—5°) ausgeführt; beim EKN erfolgte die Trepanation einen Tag vorher in Narkose, die Montage der Elektroden in tiefer Kältenarkose (Oraltemperatur 7—8°) 1—2 Stunden vor der Ableitung. Die Hautwunden am Kopf wurden mit Jenacain betupft. Die Tiere waren während der Ableitungen nicht gefesselt.

Die Registrierung beim EWS wurde mit einem Kathodenstrahloszillographen über Wechselspannungsverstärker auf ein Photokymo, beim EKN mit einem Schwarzer-Elektroencephalographen vorgenommen. Die Störung der Hirnpotentialbilder durch Muskelaktionsströme, die das starke Kältezittern während des Erwachens begleiten, konnte zum Teil beim EKN durch eine 70 Hz-Filterung, beim EWS durch eine 45 Hz-Filterung vermieden werden. Außerdem injizierten wir bei einem Teil der Tiere vor der Ableitung intraperitoneal 0,02 ccm/100 g Curarin-Asta in Ringerlösung. Nach unseren Erfahrungen dämpft diese Dosis das Muskelzittern stark, ohne die Atmung zu beeinträchtigen.

Die Elektromyogramme verschiedener Muskelgruppen, besonders der Wangen-, der Nacken-, der Vorderbein- und der Hinterbeinmuskulatur, wurden über Platinelektroden von den betreffenden Hautbezirken aus mit dem Schwarzer-Gerät aufgenommen.

In einer Reihe von Versuchen wurden zur Auslösung von evozierten Potentialen oder anderen Veränderungen der Hirnpotentiale und der Elektromyogramme folgende Sinnesreize angewandt: Pfiff oder das Geräusch eines Schlags mit einer Metallstange auf eine Flasche als akustische Reize; kurzes oder längeres Beleuchten der Augen mit einer Taschenlampe als optische, Streichen mit einem v. Frey-Reizhaar über die Haut im Gebiet des Kopfes, des Nackens oder der Vorderbeine als taktile und Vorhalten einer geöffneten Ammoniakflasche oder eines mit Nelkenöl getränkten Wattebauschs vor die Nase zum Zweck der Reizung des Trigeminus bzw. des Olfactorius. Als nociceptive Reize wurden Nadelstiche oder Kneifen mit einer Pinzette, vornehmlich im Bereich des Vorderkörpers, angesetzt; zur proprioceptiven Reizung diente die passive Beugung und Streckung des Hüft- bzw. Kniegelenks mit Hilfe eines unter dem Hinterbein durchgezogenen Perlonfadens, der infolge seiner geringen Berührungsfläche kaum eine zusätzliche taktile Reizung der Haut hervorrufen konnte.

Der zeitliche Verlauf des EWS und EKN wurde mit Hilfe der Messung der Körpertemperatur verfolgt, die als Oraltemperatur (OT) in der Backentasche und als Rektaltemperatur (RT) 3 cm oberhalb der Analöffnung thermoelektrisch oder mit dem Quecksilberthermometer festgestellt wurde. Die Außentemperatur während des EWS und EKN betrug 20—22° C.

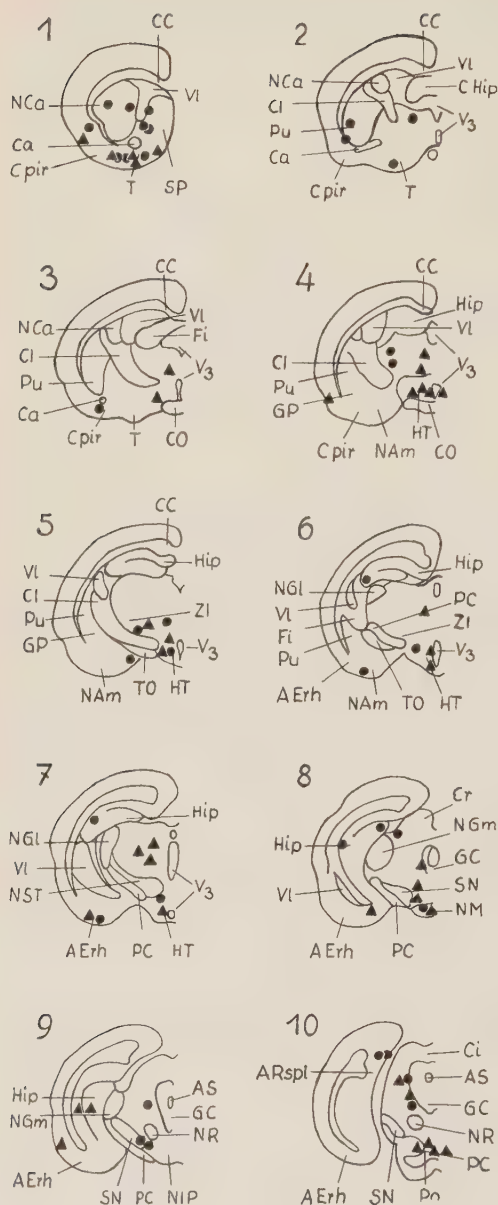
Die Angaben über die Symptomatik des EWS und des EKN stützen sich auf eine sehr große Zahl von Beobachtungen aus diesen und früheren Versuchen.

Zur Kontrolle der Elektrodenlage wurden die subcorticalen Ableitestellen nach dem vollen Erwachen und Erreichen der normalen Körpertemperatur mit Gleichstrom koaguliert und die Gehirne nach Formalinfixierung und Paraffineinbettung an 20 μ dicken, Nissl-gefärbten Schnitten untersucht. Die Identifizierung der getroffenen Hirnstellen wurde nach den Hamsterhirnkarten von *Raths* vorgenommen, die Nomenklatur entspricht der des Katzen- und Affengehirns von *Monnier* (1949). Eine Übersicht über die subcorticalen Ableitpunkte ist in Abb. 1 gegeben. Die neocorticalen Ableitestellen verteilen sich über die Rinde zwischen Stirnpol und Area striata.

Ergebnisse

1. Die bioelektrische Hirntätigkeit

Vorgehen. Nach unseren Erfahrungen am Hamster fällt die Körpertemperatur im WS bei niedriger Außentemperatur bis zu Extremwerten von 4,5—2,5° ab. Durch KN ist dagegen bei Vermeidung einer Atem-



Abkürzungen

A Erh	Area entorhinalis
A rspl	Area retrosplenialis
A S	Aquaeductus Sylvii (Mesencephali)
C a	Commissura anterior
CC	Corpus callosum
C centr	Cortex centralis
C fr	Cortex frontalis
C i	Colliculus inferior (caudalis)
C I	Capsula interna
C O	Chiasma opticum
C occ	Cortex occipitalis
C pir	Cortex piriformis
C r	Colliculus superior (rostralis)
Fi	Fimbria
G c	Grisea centralis
G P	Globus pallidus
Hip	Hippocampus
HT	Hypothalamus
N Am	Nuclei amygdalae
N Ca	Nucleus caudatus
N Gl	Nucleus geniculatus lateralis
N Gm	Nucleus geniculatus medialis
N Hvm	Nucleus hypothalamicus ventromedialis
N I P	Nucleus interpeduncularis
N M	Nucleus mamillaris
N R	Nucleus ruber
N S M	Nucleus supramamillaris
N S T	Nucleus subthalamicus
P C	Pedunculus cerebri
Po	Pons Varoli
Pu	Putamen
S N	Substantia nigra
S P	Septum pellucidum
T	Tuberculum olfactorium
Thal	Thalamus
T M	Tegmentum mesencephali
T O	Tractus opticus
V 3	Ventriculus tertius
V l	Ventriculus lateralis
Z I	Zona incerta

Abb. 1. Abgeleitete subcorticale Hirngebiete. ▲ EWS, ● EKN

lähmung nur eine Oraltemperatur von etwa 7° zu erreichen. Da während der Anbringung der Elektroden im WS ein geringer Anstieg der OT erfolgt, war bei beiden Vorgängen des Erwachens eine Registrierung der bioelektrischen Hirnaktivität in einem Bereich zwischen $6-7^{\circ}$ und 35° möglich. Die Aufnahmen erfolgten in Temperaturschritten von ungefähr 2° , wie das in Abb. 2 für eine Ableitung aus dem hinteren Hippocampusgebiet bei EWS und EKN dargestellt ist.

Da die Kopftemperatur des Einsetzens der ersten Aktivität und die weitere Abwandlung der allgemeinen Potentialform bei wachsenden Körpertemperaturen an den gleichen Hirnstellen von Tier zu Tier recht gut übereinstimmten, konnten die Befunde von verschiedenen Tieren und allen untersuchten Ableitpunkten zusammengefaßt werden zu einem Mosaik der aktiven und inaktiven Hirngebiete, das für eine bestimmte Temperaturspanne und damit für eine bestimmte Phase des EWS bzw. des EKN gültig ist. Auf diese Weise von mehreren Tieren gewonnene Bilder der Hirnpotentiale sind für beide Erwachensvorgänge und die Mehrzahl unserer Ableitungsorte in Abb. 3 zusammengestellt worden. Innerhalb des Temperaturbereichs von $6-24^{\circ}$ wurden Stufen von je 3° ausgewählt, und außerdem wurde der Zustand nach vollem Erwachen bei 34° dargestellt. Die Bilder bringen eine Auswahl der Hirnpotentiale von den wichtigsten Ableitungsorten, die Befunde einiger anderer Stellen werden im Text angeführt.

EWS. Durch das Herausnehmen aus dem Nest und die Manipulationen zur Anbringung der Elektroden werden die Tiere bereits geweckt, alle unsere Ableitungen von WS-Tieren gehören daher streng genommen zum Vorgang des EWS. Die Befunde bei den niedrigsten Kopftemperaturen unserer Beobachtungsreihe dürften aber dem Zustand beim WS noch recht nahe kommen. So fanden wir bei 6° Anzeichen einer Hirnaktivität lediglich im Mittelhirnabschnitt, und zwar in der Brücke, in der lateralen Regio supramamillaria am Rande der Substantia nigra sowie im ventralen Teil der Mittelhirnhaupe in der Gegend des Nucl. supramamillaris. In allen oberhalb des Mittelhirns gelegenen Teilen, speziell dem Hypothalamus dem Riechhirn, dem Thalamus und dem Neocortex, herrschte in diesem Stadium vollkommene Inaktivität.

Zwischen 9 und 10° tauchen außer den Aktivitätszeichen im Mittelhirn erstmalig kontinuierliche Wellen im Riechhirn auf und zwar im Cortex piriformis und wahrscheinlich auch im Tuberculum olfactorium. Unsere Ableitungen vom Tuberculum olfactorium scheinen uns jedoch nicht ganz einwandfrei, da sie sich im weiteren Verlauf des EWS nicht weiter veränderten. Bei $10-12^{\circ}$ greift die Riechhirnaktivität auch auf die Area

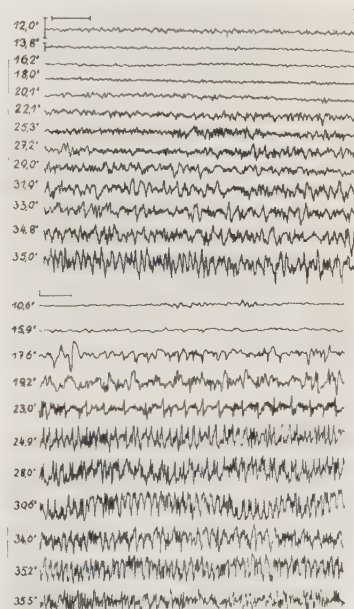


Abb. 2. Bipolare Ableitung aus der hinteren Formatio Hippocampi jeweils beim gleichen Tier. Oben EWS- unten EKN. Ableitpunkte auf Abb. 1 in den Schnittebenen 9 (EWS) und 8 (EKN). Eichung: 1 sec, 50 μ V.

6°

NSM 8
Po 10

9°

C contr
A Ehr/Hip 7
Hip 9
HT (Tuber) 6
NSM 8
Po 10

C fr
C contr
C occ
A RspL 10
Hip 8
SN 9
NGm/Cr 8
Thal (med) 5
TM (ventral) 10

12°

C contr
A Ehr/Hip 7
A Ehr 8
Hip 9
Thal (med) 8
HT (Tuber) 6
NSM 8
TM (rostral) 7
Po 10

C fr
C contr
C occ
A RspL 10
N Am 6
Hip 8
SN 9
NGm/Cr 8
Thal (p. opt) 2
Thal (med) 5
Thal (ant lat) 4
TM (ventral) 10
TM (rostral) 9

15°

C contr
C occ
A Ehr/Hip 7
A Ehr 8
Hip 9
Thal (med) 6
HT (Tuber) 6
NSM 8
TM (dors) 10
TM (rostral) 7
Po 10

C fr
C contr
C occ
A RspL 10
N Am 6
Hip 8
SN 9
NGm/Cr 8
Thal (p. opt) 2
Thal (med) 5
Thal (ant lat) 4
HT (NHvm) 5
TM (ventral) 10
TM (rostral) 9

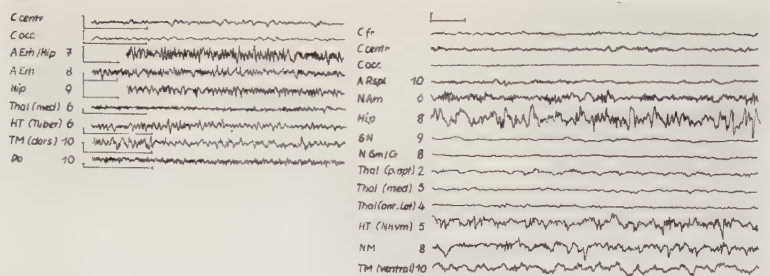
18°

C contr
C occ
A Ehr/Hip 7
A Ehr 8
Hip 9
Thal (med) 6
HT (Tuber) 6
NSM 8
TM (dors) 10
TM (rostral) 7
Po 10

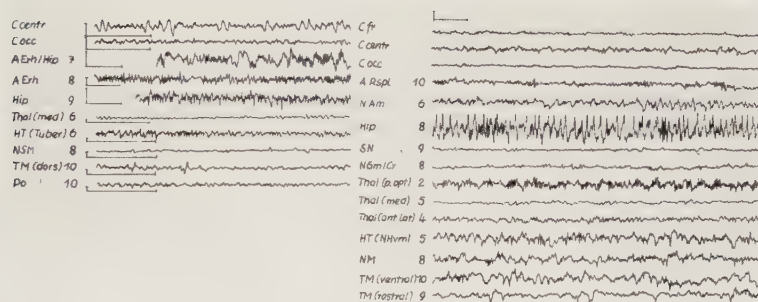
C fr
C contr
C occ
A RspL 10
N Am 6
Hip 8
SN 9
Thal (p. opt) 2
Thal (med) 5
Thal (ant lat) 4
HT (NHvm) 5
NM 8
TM (ventral) 10

entorhinalis und den Hippocampus über; besonders im Cortex piriformis und im Hippocampus nimmt die Größe der Potentiale mit dem weiteren Erwärmen ganz erheblich zu, im Cortex piriformis von $15 \mu\text{V}$ auf $100\text{--}150 \mu\text{V}$, im Hippocampus sogar von $15 \mu\text{V}$ auf $200 \mu\text{V}$.

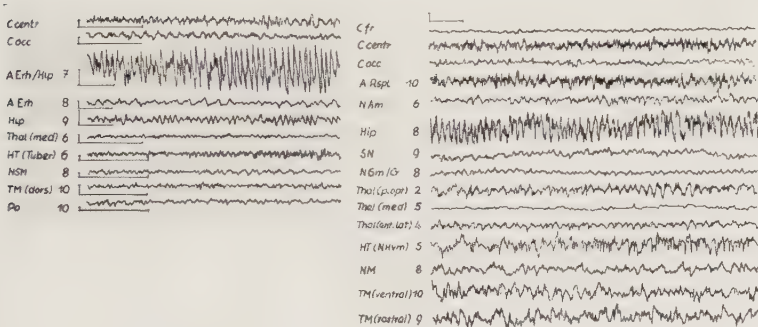
Die bioelektrische Tätigkeit des Hypothalamus setzt wenig später ein als die des Riechhirns: Ab $10\text{--}12^\circ$ sind kleine, kontinuierliche Wellenzüge im Tubergebiet und in der Area hypothal. lateral. festzustellen, ab



21°



24°



34°

Seiten 66 und 67:

Abb. 3. Bipolare Ableitungen beim EWS (linke Reihe) und EKN (rechte Reihe) bei verschiedenen Kopftemperaturen. Abkürzungen s. Einleitung. Die Zahlen bedeuten die Nummer der Schnittebene in Abb. 1. Eichung: 1 sec, 50 μ V.

16,3° beobachtet man Potentiale im vorderen Hypothalamus, wie im N. ovoideus und in der Area praeoptica. Ab 19° werden die Wellen im Tubergebiet groß und synchroner, ähnlich wie beim Hippocampus, und ab 21° lassen sich kontinuierliche Abläufe aus den Mamillarkörpern registrieren. Der ventro-laterale Thalamus beginnt mit einer spontanen Aktivität zwischen 10 und 12°, zwischen 12 und 15° werden Potentiale im Gebiet der Mittellinienkerne angetroffen, von 17–18° an ist dieser Abschnitt dauernd aktiv.

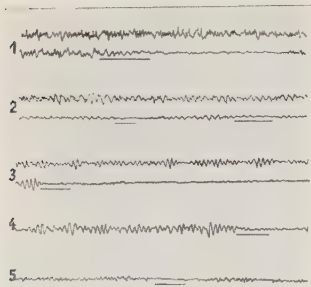


Abb. 4. Die Veränderung der bioelektrischen Hirntätigkeit durch akustische Reize (Päff) beim EWS. 1. A. Erh. $21,5^{\circ}$ (8), 2. med. Thal. $24,5^{\circ}$ (8), 3. C. pir. 23° (4), 4. A. Erh. $21,3^{\circ}$ (9), 5. Thal. $21,5^{\circ}$ (7). Die untere Registrierung stellt jeweils die direkte Fortsetzung der oberen dar. Die Ableitungen 1, 2 und 5 sind bipolar, 3 und 4 monopolar. Die Zahlen in Klammern geben die Ableitpunkte nach Abb. 1 an.

Am Neocortex werden erstmalig bei 14° einzelne Gruppen hoher Wellen sichtbar, bei höheren Temperaturen wird zunächst die Frequenz dieser ziemlich synchronisierten Wellen größer und der Abstand von Wellengruppe zu Wellengruppe kürzer. Eine mehr desynchronisierte Daueraktivität setzt zwischen 18 und 20° ein und bei 21 – 23° ist meist das Bild der für den Wachzustand normalen Rindentätigkeit mit kleinen asynchronen und frequenten Wellen hergestellt. Die Rindenpotentiale beginnen stets in der Centralregion, d. h. in der motorischen Area; andere Areae, wie das occipitale oder frontale Gebiet werden erst bei höheren OT als 18° aktiviert. Die Formen der Hirnpotentiale auf den einzelnen Cortexabschnitten sind deutlich unterschieden.

Die in der Methodik erwähnten Sinnesreize konnten an dieser meist schweigenden Rinde unterhalb von 20° nirgends „evozierte Potentiale“ erzeugen, oberhalb von 21° wurde auch das Bild der kontinuierlichen Rindenpotentiale durch diese Reize in keiner Weise verändert. An subcorticalen Gebieten, wie dem Thalamus und der Mittelhirnhaube sowie am Riechhirn (Cortex piriformis, Area entorhinalis) lösten dagegen diese Sinnesreize zwischen $13,4$ und $28,4^{\circ}$ eine eindeutige Abflachung der bioelektrischen Hirntätigkeit aus. Beispiele dafür sind in Abb. 4 dargestellt.

EKN: Schon bei 7° konnte an den abgeleiteten Hirngebieten keine bioelektrische Tätigkeit mehr beobachtet werden. Erst bei etwa 8° kommt es zum Auftreten kontinuierlicher Wellen im ventralen Teil des Tegmentum Mesencephali, und bei 12° sind ähnliche Potentiale auch vom dorsalen und rostralen Teil der Haube zu erhalten. Die Aktivität des Mittelhirns ist aber in diesem Temperaturbereich beträchtlich geringer als im Falle des EWS und nimmt auch bei höheren Temperaturen weniger zu, so daß die volle Aktivität des ventralen Tegmentums etwa bei 15° , die des rostralen Tegmentums erst bei 20° erreicht wird.

Die früheste Aktivität des Riechhirns wird bei 11 – 12° in Form von kurzen Wellengruppen im Hippocampus und der Area retrosplenialis sichtbar, zwischen 12 und 13° kommen ähnliche Wellenzüge im Septumgebiet und im Claustrum dazu, und in dem Bereich von 15 bzw. 17 und 21° wird die Hippocampustätigkeit kontinuierlich und in der Ausschlagsamplitude immer größer. Der Hippocampus weist dann von etwa 22° ab ein verändertes Potentialbild in der Form von Spindeln mit Amplituden

bis zu 200 μ V und steigender Frequenz auf (s. auch Abb. 2). In der Fascia dentata können die Ausschläge eine höhere Frequenz als an den übrigen Hippocampusorten haben und sogar spitzenpotentialartig aussehen. Die Aktivität der Area retrosplenialis, des N. amygdalae und des Cortex piriiformis entfaltet sich ebenfalls zwischen 15 und 21°. Von 20—21° an bis zu 35° wird in diesem Gebiet das endgültige Bild kleiner und frequenter, stark asynchroner Wellen vorgefunden.

Der vordere Hypothalamus (N. ovoideus, Area supraoptica) setzt mit vereinzelt Wellengruppen bei 15,5° ein. Dauernde, kontinuierliche Aktivität entsteht im vorderen und mittleren Hypothalamus (N. ventromedialis Hypothalami) zwischen 17 und 21°, im dorsalen und lateralen Hypothalamus bei 20° und im N. mamillaris medialis bei 17—18°. — Eine sichere kontinuierliche bioelektrische Tätigkeit ist im vorderen lateralen und im medialen Thalamus erst von 21—22° ab nachzuweisen, und die Daueraktivität des N. caudatus, des Putamen, des Claustrums, sowie der Zona incerta des Subthalamus und der Substantia nigra beginnt ebenfalls zwischen 20 und 22°.

Das Verhalten des Neocortex konnte bei EKN besonders ausführlich untersucht werden. Die bioelektrische Tätigkeit jedes Rindenabschnittes bestand zunächst aus vereinzelt Wellengruppen, bei höheren Temperaturen wurde dann die Frequenz der einzelnen, relativ synchronen Wellen und die Häufigkeit der Gruppen größer, und von einer bestimmten Temperatur ab war ein desynchronisiertes, kontinuierliches Potentialbild zu verzeichnen.

Eine Vorzugsstellung der zentralen motorischen Area war ganz offensichtlich. Die Wellengruppen begannen in diesem Abschnitt oft schon unterhalb von 13°, der frontal davon gelegene Streifen folgte bei 13—14° und die temporale und occipitale Region zeigte dieses Aktivitätsbild erst bei 14—15° und darüber, jedenfalls aber noch unterhalb von 16°. Meist waren bei bipolarer Ableitung die Wellengruppen der einzelnen Rindenabschnitte in ihrem zeitlichen Verlauf unabhängig von einander. Manchmal konnten jedoch die frontalen und die parietalen Wellengruppen im Bild einander ähneln, doch auch in solchen Fällen eilten die parietalen Wellen den frontalen zeitlich voraus.

Der Einsatz der asynchronen Daueraktivität war ebenfalls zuerst bei etwa 19,5° in der Zentralregion zu bemerken, die unmittelbare Umgebung folgte bei 20—21°, und der frontale und besonders der temporale und occipitale Rindenabschnitt konnte diese Aktivitätsform erst bei 21—23,7° oder noch höherer Kopftemperatur produzieren. Bei EWS und EKN nahm die Frequenz der Cortexpotentiale mit steigender OT bis zu 32° eindeutig zu, jenseits von 32° war aber wieder eine Frequenzverminderung zu verzeichnen.

Wie im Falle des EWS lassen sich auch beim EKN durch Sinnesreize auf der Rinde unterhalb von 20° keine evozierten Potentiale und oberhalb von 20° keine Veränderungen des Daueraktivitätsbildes hervorrufen. Die hemmenden Wirkungen der Sinnesreize an der bioelektrischen Tätigkeit

der Riechhirngebiete, des Thalamus und des Mittelhirns traten nur schwach hervor.

Im bioelektrischen Verhalten bei EWS und EKN bestehen demnach einige charakteristische Unterschiede: Der weitgehend aktive Erwachensvorgang bei EWS führt zu einer weit stärkeren und zum Teil auch frühzeitigeren Aktivierung des rostralen Mittelhirns, des Riechhirns und des Hypothalamus, und im Hypothalamusgebiet kommt die Tuberregion und die laterale Area zuerst, dann folgt der vordere Hypothalamus mit dem N. ovoides und der Area supraoptica, und die Mamillarkörper schließen sich als letzte an. Das EKN ist bis zu etwa 18° nach seiner Abhängigkeit von der Außentemperatur (s. unten) offenbar mehr eine passive Wiedererwärmung. Bei ihm ist die Aktivität des Mittelhirns, des Riechhirns und des Hypothalamus zunächst eher spärlich und lange diskontinuierlich, außerdem setzt der Hypothalamus mit seinem vorderen Abschnitt früher ein, und die Aktivierung des ventralen mittleren, des dorsomedialen und des lateralen Teils sowie der Mamillarkörperregion erfolgt fast gleichzeitig. In der Hauptsache aber scheint bei EKN die Daueraktivität in allen Hirnteilen, dem Mittelhirn, dem Riechhirn, dem Hypothalamus, dem Thalamus, den Stammganglien und im Neocortex in dem gleichen Temperaturbereich zwischen etwa 17 und 22° aufzutreten. Bezüglich der Einzelheiten der Neocortexpotentiale waren beide Formen des Erwachens einander weitgehend ähnlich.

2. Elektromyogramme bei EWS und EKN

Die Aktionsstrombilder der Wangen-, Nacken-, Vorderbein- und Hinterbeinmuskulatur im Verlauf des EWS und EKN wurden ähnlich wie die Hirnpotentiale zu den verschiedenen Oraltemperaturen in Beziehung gesetzt. Die Erscheinungen bei EWS und EKN stimmten weitgehend überein und können daher gemeinsam besprochen werden. Die ersten Aktionsströme wurden am Vorderkörper bei $6-8^{\circ}$ OT beobachtet, von etwa 10° bis 16° haben sie den Charakter von Salven oder kurzen Bürsten von Spitzenpotentialen. Die Zahl, Größe und Frequenz der Spitzenpotentiale einer Salve und die Abstände zwischen den Salven sind nicht ganz regelmäßig. Sie können an den Vorderbeinen den elektrischen Ausdruck für die atemsynchronen Streckbewegungen oder die choreaähnlichen, ruckartigen Zuckungen darstellen, die in diesem Temperaturbereich zu sehen sind. Bei Vergleich der einzelnen Muskelgruppen untereinander fällt auf, daß die Aktionsstromgruppen und z. T. sogar die einzelnen Spitzenpotentiale an den Muskeln des Kopfes, des Vorderbeines und des Hinterbeines häufig ganz gleichzeitig auftreten.

Von etwa 18° OT ab kommt es im Elektromyogramm zu fortlaufenden, hohen und frequenten Entladungen, die offenbar zu dem in dieser Phase stark hervortretenden Kältezittern gehören (Abb. 5). Das Kältezittern und sein Elektromyogramm hält mit fast unverminderter Heftigkeit bis zu Kopftemperaturen von $32-33^{\circ}$ an und läßt dann allmählich nach. Beide Aktionsstrombilder, die periodischen Salven und die Daueraktivität, sind

Bis 26° sind die nach der Hemmung verbleibenden Potentiale R-Zacken des EKG

Dauer der Hemmung

bei EKN:

22° —8 sec

24° —13 „

26° —7 „

27° —3 „ (unvollkommen)

32° —keine Hemmung mehr

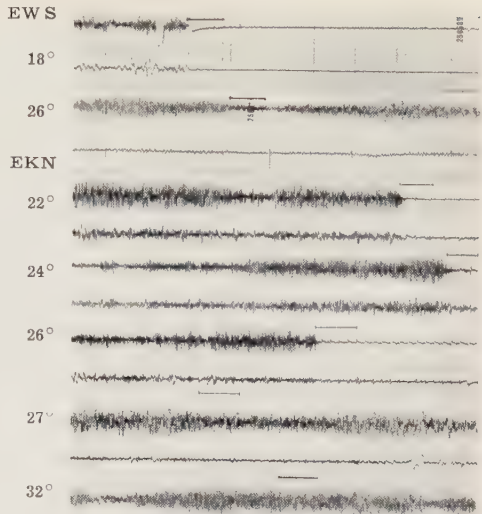
Dauer der Hemmung

bei EWS:

18° —9 sec

26° —1,5 „ (unvollkommen)

Abb. 5. Gleichzeitige Ableitung der Muskelpotentiale vom rechten und linken Oberarm bei EWS und vom rechten Oberarm und rechter Wange beim EKN. Hemmung durch akustische Reize (Pfiff, markiert).



an Wange und Nacken und an den vorderen Extremitäten sehr viel ausgesprochener als an den Hinterbeinen, auch die Einsatztemperaturen liegen für beide Erscheinungen am Vorderkörper etwas tiefer.

Im OT-Bereich zwischen 16 und 26° kann man durch die in der Methodik angeführten Sinnesreize die Muskelaktionsströme und das Kältezittern so gut wie vollständig hemmen, so daß in den Ableitungen nur noch die R-Zacken des EKG zu sehen sind (s. Abb. 5). Die Hemmung dauert je nach Wirksamkeit des Reizes $0,3$ bis 15 Sek. an, Hemmungseinsatz und Ende der Hemmung sind bei allen Muskelgruppen genau gleichzeitig, nach Ende der Hemmung beginnt die Daueraktivität ohne Übergang wieder in voller Höhe. Bezüglich der Wirksamkeit der benutzten Sinnesreize ließ sich folgende Reihenfolge feststellen: Trigeminusreizung $>$ akustische $>$ nociceptive $>$ proprioceptive $>$ olfaktorische $>$ taktile $>$ optische Reizung. Jenseits 26° geht der Hemmungseffekt stark zurück und ist bei Kopftemperaturen von 27° und darüber nicht mehr nachweisbar.

3. Symptomatik des Erwachens

EWS. Wie erwähnt, ist der Zeitverlauf des EWS durch eine bestimmte Kurve des Anstiegs der Oraltemperatur charakterisiert. Die Erwärmung beginnt hier nach dem Wecken und ist selbst bei den niedersten Ausgangstemperaturen von $2-3^{\circ}$ bei einer Raumtemperatur von 20° in etwa $2\frac{1}{2}$ Std. abgeschlossen und wird durch eine Außentemperatur von 7° nur wenig, auf höchstens 3 Std., verlangsamt. — Während des EWS finden offenbar vasomotorische Umstellungen statt. Im WS sind z. B. die Handflächen und Fußsohlen rosafarben, etwa $3-10$ Min. nach dem Wecken werden sie, wohl infolge einer Vasokonstriktion der Akren, vollkommen blaß. Der Anstieg der Körpertemperatur betrifft zunächst nur den Vor-

derkörper und den Kopf und ist daher ausschließlich an der Oraltemperatur festzustellen, die Rektaltemperatur — und damit wohl die Temperatur des Bauchraums und des Hinterkörpers — bleibt fast unverändert oder erhöht sich ganz geringfügig durch passive Erwärmung, so daß der Temperaturunterschied zwischen Kopf und Rektum während des EWS bei einer Oraltemperatur von 28° zeitweilig 20° und mehr betragen kann. Wenn die Oraltemperatur 30° überschreitet, erfolgt dagegen ein rascher, steiler Anstieg der Rektaltemperatur. Man muß aus diesen Befunden wohl schließen, daß im Beginn des Erwachens eine starke Durchblutungs-drosselung an den Akren sowie im Bauchraum und Hinterkörper erfolgt, um die Erwärmung des Kopfes und Vorderkörpers zu unterstützen, und daß die Konstriktion im Splanchnicusgebiet bei einer Kopftemperatur von 30° plötzlich gelöst wird. Ähnliche Unterschiede zwischen Kopftemperatur und Rektaltemperatur und periphere Vasokonstriktionen zu Anfang des Erwachens sind von *Quincke* (1882) und von *Dubois* (1896) für das Murmeltier, von *Mareš* (1885, 1914), *Adolph* und *Richmond* (1955) für das Ziesel, von *Eisentraut* (1928) für den Hamster und von *Lyman* und *Chatfield* (1950) für den Goldhamster beschrieben worden.

Die Augen sind stets bis zu 13° geschlossen, sie können zwischen 13 und 21° spontan geöffnet werden, werden aber zwischen 21 und 26 — 30° wieder meist geschlossen gehalten und bleiben erst von 26 — 30° ab dauernd geöffnet. Im Bereich von 13 — 21° findet man meist einen deutlichen Exophthalmus, der Cornealreflex (Lidschluß auf Berührung) tritt erstmalig bei 13° , der Blendungsreflex (Lidschluß bei Belichtung) bei 18 — 21° auf.

Am Muskeltonus und an der spontanen Motorik lassen sich folgende Beobachtungen machen: Im WS sind die Muskeln am ganzen Körper völlig erschlafft, wenige Minuten nach dem Wecken wird an einer zunehmenden Steifheit der Extremitäten, des Halses und des Rückens ein starker Anstieg des Muskeltonus bemerkbar. Bei 6 — 9° können die langsamen Inspirationen von Streck- und Abwärtsbewegung der Vorderbeine begleitet sein. Im gleichen Temperaturbereich beginnen zittrige Spontانبewegungen der Vibrissae. Von 12° ab kommt es zu den erwähnten ruckweisen Zuckungen der Vorderbeine von choreaähnlichem Aussehen, die mit höherer Oraltemperatur häufiger werden und dann ab 18° bis zu 33° durch das Kältezittern an Kopf, Nacken und Vorderbeinen abgelöst werden. Von 26° ab macht das Tier Versuche, die normale Haltung und Lage einzunehmen. Zu diesem Zweck wird z. B. bei Seitenlagerung das obere Bein mit dem Fuß zum Kopfende geführt. Dieser charakteristische Reflex ist bei 30° am deutlichsten, oberhalb von 30° wird dann das volle, normale Aufrichten möglich.

Die Auslösung von Bewegungen durch Reize ist unterhalb von 6° ausgeschlossen. Zwischen 6 und 9° führt taktile Reizung zu reflektorischen Atemzügen, bei denen gleichzeitig mit der Inspiration die beschriebenen Streckungen und Abwärtsbewegungen der Vorderbeine zu sehen sind und, wie bei der sog. Schnappatmung, das Maul weit aufge-

rissen wird. Bei 7—13° können durch taktile Reize automatische Gehbewegungen aller 4 Beine hervorgerufen werden. Legt man das Tier auf den Bauch, so werden diese Gehbewegungen zu einem steifgliedrigen und unbeholfenen Kriechen benutzt. In dem gleichen Temperaturbereich beobachtet man eine der Decerebrierungsstarre verwandte Tonusverteilung mit überwiegendem Streckertonus und einem deutlichen Opisthotonus. An den Hinterbeinen, die sich wegen des geringen Kältezitterns zu solchen Beobachtungen besser eignen, kann man außerdem gut die gleichseitige exteroceptive Stützreaktion auslösen. Jenseits von 18° ist dieser Reflex nicht mehr nachweisbar. Bei 12—20° werden taktile und nociceptive Reize mit Anfällen emotionaler Wildheit beantwortet: Die Tiere strampeln und wälzen sich oder können sich purzelbaumartig überschlagen, sie versuchen zu beißen und lassen bei spontanen oder reflektorischen Atemzügen ein schrilles, anhaltendes Schreien ertönen.

Das geschilderte Bild des EWS bezieht sich auf diejenigen Tiere, die bei einer Kopftemperatur von 6° und weniger geweckt wurden. Abgesehen von den Abweichungen im Verlauf des Anstiegs der Oral- und Rektaltemperatur wurde aber die Mehrzahl der Symptome auch bei Ausgangstemperaturen zwischen 6 und 20° Kopftemperatur gefunden. Wenn die Hamster bei Zimmertemperatur WS mit einer Körpertemperatur von 20—22° halten, so werden einige Erscheinungen gesteigerter Erregbarkeit, wie Exophthalmus, ausgelöste Gehautomatismen, emotionale Wildheit usf. vermißt und die Fähigkeit zur Einnahme der normalen Haltung und zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts ist von vornherein erhalten. Die Beschreibung der EWS-Symptomatik des Hamsters bei *Barkow* (1846), *Eisentraut* (1928) und *Petzsch* (1936) zeigt in den meisten Punkten gewisse Ähnlichkeit mit unseren Befunden.

EKN. Bei Auskühlung bis zu 7—10° Kopftemperatur dauert die Wiedererwärmung bei EKN deutlich länger als bei EWS und ist überdies von der Raumtemperatur weit stärker abhängig. Der Wiederanstieg der OT bis zu 35—36° würde bei Zimmertemperatur von 20° 3—4 Std. in Anspruch nehmen und bei einer Außentemperatur von 7° sogar 8—10 Std. Eine Vasokonstriktion in den Pfoten oder im Bauchraum fehlt bei EKN, die Rektaltemperaturkurve steigt fast parallel zu der der Kopftemperatur an und liegt bis zum Ausgleich nur 2—4° darunter. Die Augen sind in tiefer KN geöffnet und bleiben auch bis auf gelegentlichen Augenschluß, mal bei 8°, mal bei 10° usw. offen. Exophthalmus wurde bei EKN meist vermißt. Die übrigen Erscheinungen an der Motorik und den Reflexen, insbesondere die mit der Atmung gekoppelten Streckbewegungen, die choreaähnlichen Zuckungen, das Kältezittern, die Gehbewegungen und die Anfälle emotioneller Wildheit wurden bei annähernd gleichen Temperaturen in ähnlicher Form wiedergefunden, nur ist der ganze Verlauf bei EKN weit variabler. Die Fähigkeit zur Einnahme der normalen Haltung und zur Erhaltung des Gleichgewichts wurde meist schon zwischen 20 und 24° wiedergewonnen, in einzelnen Fällen aber auch schon bei 19° oder erst bei 28°.

Erörterung

Die bioelektrische Hirntätigkeit im Verlaufe des EWS ist bisher an wenigen Winterschläfern untersucht worden. *Lyman* und *Chatfield* (1953) fanden an der Rinde des Waldmurmeltiers (*Marmota monax*) bei 7° Kopf-temperatur die ersten evozierten Potentiale auf akustische Reize, von 11° ab traten spontane Wellengruppen auf, und oberhalb von 15° war ein kontinuierliches ECG zu verzeichnen. Bei höheren Temperaturen konnten die Rindenpotentiale wegen des starken Kältezitterns nicht einwandfrei aufgenommen werden. Auf der Rinde des Ziesels (*Citellus citellus*) wurden die ersten kurzen Wellengruppen bei einer Kopf-temperatur von 5° festgestellt, bei 8,2° wurde eine kontinuierliche, desynchronisierte Aktivität mit eingestreuten hohen Spindeln beobachtet, und oberhalb von 14,5° wurden zahlreiche hohe Wellen von 150 μ V sichtbar, die mit wachsender Körpertemperatur an Amplitude und Frequenz zunahmen (*Kayser* und Mitarb. 1951, *Rohmer*, *Hiebel* und *Kayser* 1951). Bei diesen Tierarten ist demnach die Rinde im EWS bei wesentlich tieferen Kopf-temperaturen aktiver als beim Hamster. Subcorticale Ableitungen fehlen, man kann aber wohl vermuten, daß hier, besonders im Hirnstamm, der Einsatz der Aktivität bei noch tieferen Temperaturen erfolgt.

Mit unseren Befunden besser vergleichbare corticale und subcorticale Ableitungen wurden von *Chatfield* und Mitarb. (1951, 1954 a) am Goldhamster (*Mesocricetus auratus*) vorgenommen. Sie berichten von einer desynchronisierten kontinuierlichen Aktivität der subcorticalen Gebiete, die in der Reihenfolge: laterales Tegmentum des Mittelhirns (9,5°), Basis Pedunculi (12,5°), Cingulum und Hippocampus (13,5 bzw. 14,5°), Mamillarkörper (15°) einsetzt. Außerdem wurden Gruppen von Spindeln oder hohen Wellen im Wechsel mit mehr oder weniger deutlichen Pausen registriert, die in einigen Gebieten vor der kontinuierlichen Aktivität (Basis Pedunculi ab 5,5°, Cingulum ab 7,5°, Commissura anterior und Tectum bei 15°), in anderen, wie dem Hippocampus (16°) und dem lateralen Tegmentum (18°) dagegen erst bei höheren Temperaturen entstanden. Inaktivität des Bulbus olfact., des Corpus striatum, des Thalamus und des vorderen Hypothalamus wird ausdrücklich hervorgehoben, Ableitungen vom Tubergebiet und dem lateralen Hypothalamus werden nicht erwähnt. Im Neocortex beginnt im rostralen Abschnitt bei 16° Daueraktivität mit kleinen Ausschlägen, sie ist aber meist erst ab 19—21° vorhanden und wird bis zu 29° häufig von Schlafspindeln unterbrochen. Das Bild der Aktivitätsverteilung im EWS hat demnach bei *Mesocricetus* viel Ähnlichkeit mit dem bei *Cricetus cricetus*, besonders hinsichtlich des Einsetzens der elektrischen Aktivität im Mittelhirn, Hippocampus, Cingulum und Neocortex. Unterschiede scheinen im Verhalten des Hypothalamus und des Thalamus zu bestehen. Beim Hamster (*Cricetus cricetus*) beginnt nach *Kayser* (1957) die Rinde bei 17° mit ihrer Daueraktivität; subcorticale Ableitungen liegen nicht vor.

Unter KN ist das ECG beim Ziesel bis zu 7° Kopf-temperatur erhalten, einzelne Wellengruppen werden sogar noch bei 5,5° angetroffen (*Kayser*

und Mitarb. 1951). Beim Goldhamster dagegen verschwindet die kontinuierliche bioelektrische Rindentätigkeit bei 17° und kommt bei Wiedererwärmung etwa bei 20° wieder zum Vorschein; Strychninspikes sind unterhalb von 15° erloschen, nach Strychnisierung der Rinde können jedoch evozierte Potentiale durch Ischiadicusreizung bis zu 9,1° Kopf-temperatur ausgelöst werden (*Chatfield* und Mitarb. 1951).

An der Ratte und der Katze können bei Hypothermie kontinuierliche ECG-Bilder noch bis zu Körpertemperaturen von 18–20° (*Ten Cate* und Mitarb. 1949, *Horsten* 1949, *Lemaitre* 1954, *Koella* und *Ballin* 1954, *Gaenshirt* und Mitarb. 1954) oder 14–15° (*Kayser* und Mitarb. 1951, *Suda*, *Koizumi* und *Brooks* 1957) erhalten werden. Die Einsatztemperatur der Rindendaueraktivität wird durch erregende Curaredosen beim Ziesel auf 6°, beim Hamster auf 8,3°, durch Curare bzw. Phenothiazine bei der Ratte auf etwa 10° herabgedrückt (*Kayser* und Mitarb. 1951, *Kayser* und *Hiebel* 1952, *Kayser* 1957).

Der Artunterschied zwischen den Winterschläfern mit dem Ziesel auf der einen und Goldhamster und Hamster auf der anderen Seite ist demnach bei der Untersuchung der bioelektrischen Rindenaktivität in KN bzw. EKN wiederzufinden. Die mit einer Daueraktivität vereinbaren Körpertemperaturen stimmen bei Hamster, Goldhamster, Ratte und Katze recht gut überein. Ableitungen subcorticaler Gebiete bei Hypothermie sind in der Literatur nicht beschrieben.

Die Unterschiede der bioelektrischen Aktivierung der subcorticalen Gebiete bei EWS und EKN wurden bereits hervorgehoben, sie sind im Schema der Abb. 6 zusammengefaßt und verdeutlicht. In beiden Fällen, sowie in den Ableitungen beim EWS des Goldhamsters von *Chatfield* und *Lyman*, ist besonders auffällig die relativ frühe Aktivierung des Riechhirngebiets (Hippocampus, Cortex piriformis). Zur Erklärung ist vielleicht an die hohe Empfindlichkeit dieses Systems zu denken, die Weckreize und afferente Reize von der *Formatio reticularis* des Mittelhirns aus begünstigt. Nach *Liberson* und *Cadilhac* (1953), *Liberson* (1953), *Creutzfeld* und *Meyer-Mickeleit* (1953), *Chatfield* und *Lyman* (1954 b), *Liberson* und *Akert* (1955), *Gangloff* und *Monnier* (1955) wird bei verschiedenen Säugern im Hippocampus bei elektrischer und pharmakodynamischer Reizung eine gegenüber dem Cortex, den Stammganglien und dem Thalamus stark erhöhte Bereitschaft zu Krampfpotentialen gefunden, und die bioelektrische Aktivierung des Hippocampus im Sinne einer erhöhten Synchronisation durch Sinnesreize aller Art und durch elektrische Reizung der *Formatio reticularis* des Mittelhirns ist an Kaninchen, Katze und Affe von einer Reihe von Autoren beschrieben worden (*Gerard*, *Marshall* und *Saul* 1936, *Green* und *Machne* 1955, *Green* und *Arduini* 1954, *Passouant* und Mitarb. 1955 a und b).

Das Kältezittern ist nach Läsionsversuchen zahlreicher Autoren an verschiedenen Säugern eine Leistung des dorso-caudalen und lateralen Hypothalamus (*Sherrington* 1924, *Bazett* und *Penfield* 1922, *Bazett*, *Alpers* und *Erb* 1933, *Frazier* und Mitarb. 1936, *Le Gros-Clark*, *Magoun* und *Ranson*

1939, Keller 1933), deren effektorische Bahnen wenig scharf lokalisiert teils medial, teils lateral durch den Hirnstamm laufen (Bazett und Penfield 1922, Keller 1930, 1933 und 1938, Blair und Keller 1942, Beaton und Leininger 1943, Birzis und Hemingway 1956). In die gleiche Richtung weist ein Befund von Buchanan und Hill (1949), nach dem beim Goldhamster die Wärmeregulation unter Einschluß des Kältezitterns erst nach Myelinisierung des dorso-caudalen Hypothalamus voll funktionstüchtig wird. Durchschneidungsversuche von Dworkin (1929, 1931) am Kaninchen zeigen dagegen, daß das Kältezittern bei Belastung mit 3° Außentemperatur nach Schnitten vor und hinter dem Hypothalamus und sogar bei Schnitten durch den Hirnstamm bis zum Pons oder zur Medulla oblongata erhalten ist, allerdings nach Ausschaltung des Hypothalamus seltener und schwerer ausgelöst wird.

In unseren Befunden dürfte das Kältezittern anfangs ebenfalls ausschließlich von der Formatio reticularis des Mittelhirns hervorgerufen werden; mit der Aktivierung des Hypothalamus kommt dann ein verstärkter und thermoregulatorisch besser gesteuerter Einsatz zustande. Die spätere Aktivierung des Hypothalamus bei EKN gegenüber EWS könnte dann zu der langsameren Erwärmung in diesem Falle beitragen.

Hemmung des Kältezitterns bei der Katze ist von Hemingway, Forgrave und Birzis (1954) bei elektrischer Reizung im Hypothalamusgebiet

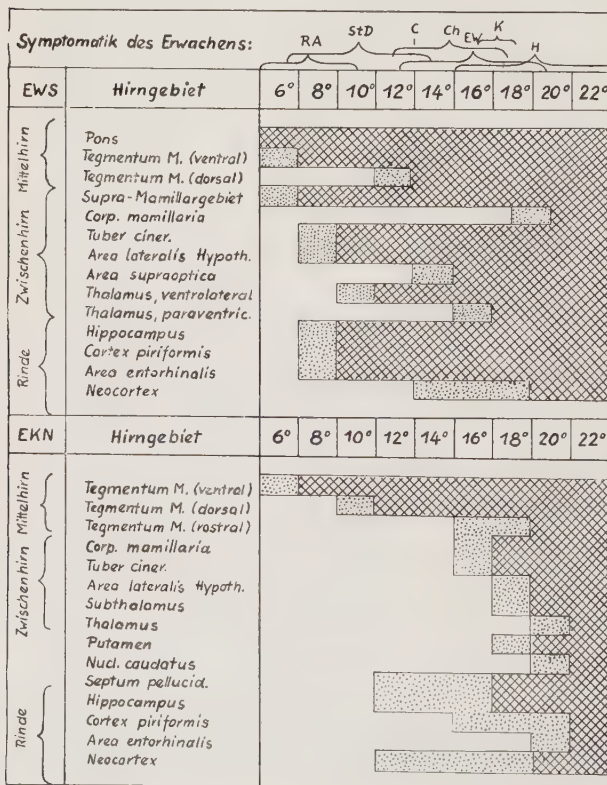


Abb. 6. Zusammenstellung der Befunde über die bioelektrische Hirntätigkeit u. die Symptomatik des Erwachens. Punktiert: zeitweilige Wellenaktivität, schraffiert: Daueraktivität.

Abkürzungen für Erwachenssymptome: RA = Reflektorische Atmung und Kopplung der Armbewegungen mit der Atmung und Lautgebung. StD = Strampel- und Laufautomatismen, Decerebrierungssymptome, C = Einsetzen des Cornealreflexes, Ch = choreaähnliche Armbewegungen. EW = Emotionale Wildheit. K = Kältezittern tritt in sein ausgeprägtestes Stadium. H = Hemmbarkeit des Kältezitterns und der Aktivität verschiedener Hirngebiete durch Sinnesreize.

(Area praeoptica, weniger stark aus mittlerem und lateralem Hypothalamus sowie Mamillarkörpern), der Commissura anterior, der lateralen Mittelhirnhaube und dem zentralen Höhlengrau im Mesencephalon sowie von *Kaada* (1951) bei Reizung verschiedener Cortexgebiete nachgewiesen worden. Nach *Kuhnke* (1952) hemmen akustische Reize bei hypothermischen Katzen in leichter Äthernarkose das Kältezittern. In unseren Befunden ist die allgemeine und gleichzeitige Hemmung des Kältezitterns in allen Muskeln durch Sinnesreize nach Aussage der gleichzeitigen Hemmbarkeit der bioelektrischen Aktivität wohl eine Reaktion der Formatio reticularis im Hirnstamm. Eine Beteiligung des vorderen Hypothalamus, der im gleichen Temperaturbereich aktiv wird, ist nach den Befunden von *Hemingway* und Mitarb. denkbar. An die allgemeine Hemmung aller Bewegungen, die *Kaada* bei Reizung bestimmter Abschnitte des limbischen Systems fand, sei ebenfalls erinnert. In unseren Ableitungen vom Riechhirn waren allerdings bei den gleichen Sinnesreizen meist Amplitudenverminderungen der bioelektrischen Aktivität zu verzeichnen.

Auf Grund der Gegenüberstellung im Schema der Abb. 6 kann eine Zuordnung der Befunde über die bioelektrische Hirntätigkeit zu der allgemeinen Symptomatik versucht werden. Im Anschluß an die Erfahrungen über die Widerstandsfähigkeit der wichtigsten Hirnabschnitte anderer Säugetiere gegen Anoxie oder Hypoglykämie (*Sugar* und *Gerard* 1938, *Weinberger* und Mitarb. 1940, *Finley* und *Brenner* 1941, *Craig* und *Becher* 1943, *Himwich* 1951) kann man eine stufenweise Ausschaltung der Hirntätigkeit durch die Abkühlung bei KN und WS in der Reihenfolge: Neocortex, Thalamus, Hypothalamus, Riechhirn, obere Abschnitte des Hirnstamms annehmen, die bei der Erholung durch Wiedererwärmung spiegelbildlich durchlaufen wird. Beim Vorgang des Erwachens führt die passive Erwärmung bei EKN und die Umstellung der Wärmeregulation infolge des Weckreizes bei EWS zunächst zur Aktivierung mesencephaler Hirnstammanteile. Diese mesencephale Phase ist durch mangelhafte Trennung von Respirations- und Streckbewegungen, durch die Erscheinungen der Decerebrierungsstarre und ihr allmähliches Verschwinden, durch das Herauskommen der exteroceptiven Stützreaktion, das Fehlen der Stellreflexe und ihre spätere Wiederherstellung, sowie durch das Kältezittern und die Vasokonstriktion des Hinterkörpers bei EWS gekennzeichnet. Von der Formatio reticularis des Mittelhirns, die wohl für das Erwachen entscheidend ist (s. auch *Bremer* 1935, 1938, *Nauta* 1946), werden dann Riechhirn, Subthalamus und Hypothalamus aktiviert. Zu dieser diencephalen Phase gehört wohl die weitere Verstärkung des Kältezitterns, die Auslösung von Gehautomatismen (vielleicht schon im rostralen Mittelhirn), die Erscheinungen von Pseudowut und die Lautgebung, sowie die Befunde über eine Erregung des sympathicoadrenalen und vagoinsulären Systems am weißen und roten Blutbild (*Raths* 1953, 1956, 1957) und über die Aktivität hormonaler Organe (*Raths* und *Schulze*, *Portius* und *Raths*) und der Exophthalmus. Die Adrenalinausschüttung könnte ihrerseits nach Versuchen an Kaninchen, Katzen und Affen durch Erregung der Formatio reticularis des Mittelhirns bei der Aktivierung des Hippocampus und des

Hypothalamus mitwirken (Grinker und Serota 1938, Porter 1952, Green und Arduini 1954, Goldstein und Minz 1955, Bonvalet und Mitarb. 1954, Dell und Mitarb. 1954, Hiebel und Mitarb. 1954, Brücke und Mitarb. 1957).

Als letzte Phase würde die Aktivierung der Rinde mit Bevorzugung der motorischen Region folgen. Der Vorrang der motorischen Region und die fehlende Hemmbarkeit der Rinde durch Sinnesreize kann vielleicht auf der starken Einstrahlung von proprioceptiven Erregungen infolge des Muskelzitterns beruhen. Die choreaähnlichen Zuckungen mit den zugehörigen Muskelaktionsstrombildern im Anfang des Erwachens könnten vom Hirnstamm ausgehen, sie könnten aber auch zu den kurzen Wellengruppen auf der Rinde gehören, die bei den gleichen Temperaturen beobachtet werden.

Die hier erörterten Vorstellungen über die neurophysiologischen Grundlagen des EWS und EKN und die Zuordnung der Symptome zu den Hirnabschnitten bedürfen noch weiterer experimenteller Klärung.

Herrn Dr. med. Heiner Schliep, Leiter der EEG-Abteilung der Nervenklinik der Universität Halle danken wir besonders für die Arbeitsmöglichkeit am Schwarzer-Elektroencephalographen.

Zusammenfassung

Beim Hamster (*Cricetus cricetus*) wird die bioelektrische Hirntätigkeit im Verlauf des Erwachens aus Winterschlaf (EWS) und Kältenarkose (EKN) untersucht und zu der Kopftemperatur im Bereich von 6–35°C in Beziehung gesetzt.

Bei EWS beginnt die kontinuierliche bioelektrische Aktivität in der Reihenfolge Pons und rostrales Mittelhirn (6°), Riechhirn (9–10°), Tubergebiet und Area hypothalamica lateralis (10–12°), ventrolateraler Thalamus (10–12°), Mittelhirnkerne (12–15°), vorderer Hypothalamus (16–17°), Mamillarkörper (21°) und Neocortex (18–20°). Bei EKN wird das Mittelhirn ebenfalls bei 6–8° aktiv, alle anderen Hirnabschnitte setzen mit der elektrischen Daueraktivität zwischen 18 und 20° ein. Bei EWS und EKN treten in der Mehrzahl der Hirnstellen etwa 2°, im Neocortex 6–8° und im Riechhirn bei EKN 6° unterhalb der Einsatztemperaturen der Daueraktivität Wellengruppen auf. Neben der Einsatztemperatur wird die Änderung der Aktivitätsbilder im Verlauf des weiteren Erwachens beschrieben.

Bei EWS und EKN werden ab 6° Muskelaktionsströme aufgenommen, die ab 16–18° das stärkste Kältezittern anzeigen und zwischen 16 und 27° durch Sinnesreize verschiedener Art vollständig ausgelöscht werden.

Auf Grund der Beschreibung der motorischen und vegetativen Symptome im Verlauf des EWS und EKN und der Befunde über den Einsatz der bioelektrischen Aktivität wird eine aufsteigende Reaktivierung des Gehirns in der Reihenfolge rostrale Mittelhirnabschnitte, Riechhirn, Zwischenhirn, Neocortex angenommen.

Summary

The bioelectric activity of the brain of *Cricetus cricetus* begins when the animals wake up from hibernation or from narcosis performed by supercooling in the sequence as follows: mesencephalon (6–8°C), rhinencephalon, diencephalon, neocortex (20°C). The temperatures refer to measurements made in the mouth. Rhinencephalon and diencephalon become later active when the animals wake up from hibernation than from narcosis performed by supercooling. The phases of motor and vegetative symptoms exhibited by the animals when they wake up correspond approximately to the beginning of the bio-

electric activity in the parts of the brain mentioned. The tremor due to low temperature and its electromyogram can be abolished at temperatures between 16 and 27° C by sensorial stimulation.

Résumé

L'activité cérébrale bioélectrique du cricetus cricetus commence au réveil du sommeil d'hiver ou de la narcose par le froid, dans l'ordre suivant, si on la compare avec la température orale: mesencephalon (6 à 8°), rhinencephalon, diencephalon, neocortex (20°). Le rhinencephalon et le diencephalon deviennent au réveil de la narcose par le froid plus tard actifs qu'après le réveil du sommeil d'hiver. Les phases des symptômes moteurs et végétatifs du réveil concordent à peu près avec le début de l'activité bioélectrique dans les parties du cerveau désignées. Le frisson de froid et son électromyogramme peuvent être interrompus par des excitations des sens entre 16 et 27°.

Schrifttum

- Adolph, E. F. u. J. Richmond, J. Appl. Physiol. 8 (1955): 48 — Barkow, H. C. L., Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich; Berlin 1846 — Bazett, H. C. u. W. G. Penfield, Brain 45 (1922): 185 — Bazett, H. C., H. J. Alpers u. W. H. Erb, Arch. Neurol. Psychiatr. Chicago 30 (1933): 728 — Beaton, L. E. u. C. R. Leininger, J. Neurophysiol. 6 (1943): 37 — Birzis, L. u. A. Hemingway, ebda. 19 (1956): 37 — Blair, J. R. u. A. D. Keller, Fed. Proc. 1 (1942): 7 — Bonvallet, M., P. Dell u. G. Hiebel, EEG Clin. Neurophysiol. 6 (1954): 119 — Bremer, F., Compt. rend. Soc. biol. Paris 118 (1935): 1235 u. 1241 — ders., Boll. Soc. ital. biol. sper. 13 (1938): 271 — Brücke, F., H. Petsche, S. Sailer u. Ch. Stumpf, Arch. exper. Path. Pharmak. 230 (1957): 335 — Buchanan, A. R. u. R. M. Hill, Proc. Soc. Exper. Biol. Med. 71 (1949): 126 — Chatfield, P. O., Ch. P. Lyman u. O. P. Purpura, EEG Clin. Neurophysiol. 3 (1951): 225 — Chatfield, P. O. u. Ch. P. Lyman, ebda. 6 (1954 a): 403 — dies., Amer. J. Physiol. 177 (1954 b): 183 — Clark le Gros, H. W. Magoun u. S. W. Ranson, J. Neurophysiol. 2 (1939): 61 — Craig, F. W. u. H. K. Becher, ebda. 6 (1943): 135 — Creutzfeldt, O. D. u. R. W. Meyer-Mickeleit, EEG Clin. Neurophysiol. Suppl. 3 (1953) — Dell, P., M. Bonvallet u. A. Hugelin, ebda. 6 (1954): 599 — Dubois, R., Physiol. comparé de la marmotte; Ann. Univ. Lyon, Méd. 1896. — Dworkin, S., Amer. J. Physiol. 93 (1929): 227 — ders., ebda. 98 (1931): 467 — Eisentraut, M., Zschr. Säugetierkde. 3 (1928): 172 — ders., Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen; Jena 1956 — Finley, K. H. u. C. Brenner, Arch. Neurol. Psychiatr. Chicago 45 (1941): 403 — Frazier, C. H., B. J. Alpers u. F. H. Lewy, Brain 59 (1936): 122 — Gaenshirt, H., W. Krenkel u. W. Zylka, EEG Clin. Neurophysiol. 6 (1954): 409 — Gangloff, H. u. M. Monnier, Pflügers Arch. Physiol. 261 (1955): 242 — Gerard, R. W., W. H. Marshall u. L. J. Saul, Arch. Neurol. Psychiatr. Chicago 36 (1936): 675 — Goldstein, L. u. B. Minz, J. physiol. 47 (1955): 591 — Green, J. D. u. A. A. Arduini, J. Neurophysiol. 17 (1954): 533 — Green, J. D. u. X. Machne, Amer. J. Physiol. 181 (1955): 219 — Grinker, R. R. u. H. M. Serota, J. Neurophysiol. 1 (1938): 573 — Hemingway, A., P. Forgrave u. L. Birzis, J. Neurophysiol. 17 (1954): 375 — Herter, K., Winterschlaf in Küenthals Hdb. Zool. 8 (1956): 1 — Hiebel, G., M. Bonvallet, P. Huve u. P. Dell, 1954 zit. n. Brücke u. Mitarb. — Himwich, H. E., Brain metabolism and cerebral disorders; Baltimore 1951. — Horsten, G. P. M., Acta brevia Neerl. physiol. 17 (1949): 23 — Kaada, B., Acta Physiol. Scand. 24 (1951) Suppl. 83 — Kayser, Ch., Rev. canad. biol. 16 (1957): 303 — Kayser, Ch., Fr. Rohrer u. G. Hiebel, Rev. neurol. 84 (1951): 570 — Kayser, Ch. u. G. Hiebel, Presse Méd. 60 (1952): 1699 — Keller, A. D., Amer. J. Physiol. 93 (1930): 665 — ders., Amer. J. med. Sc. 185 (1933): 746 — ders., J. Neurophysiol. 1 (1938): 543 — Koella, W. P. u. H. M. Ballin, EEG Clin. Neurophysiol. 6 (1954): 629 — dies., Arch. internat. physiol. 62 (1954): 369 — Krieg, W. J. S.,

- Quart. Bull. Northw. Univ. Med. School Chicago **20** (1946): 1 — Kuhnke, E., Pflügers Arch. Physiol. **254** (1952): 420 — Lemaitre, M., Zschr. Biol. **106** (1954): 426 — Liberson, W. T., Kongr. Ber. 19. Intern. Physiol. Kongr. **1953**: 561 — Liberson, W. T. u. K. Akert, EEG Clin. Neurophysiol. **7** (1955): 211 — Liberson, W. T. u. J. G. Cadilhac, ebda. Suppl. **3** (1953) — Lyman, Ch. u. P. O. Chatfield, J. Exper. Zool. **114** (1950): 491 — dies., Science **117** (1953): 533 — Mareš, M. F., Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Wien **91**, 3. Abt., 1885 — ders. Pflügers Arch. Physiol. **155** (1914) — Monnier, M., Topographische Tafeln des Hirnstamms der Katze und des Affen; Wien 1949 — Nauta, W. G. H., J. Neurophysiol. **9** (1946): 285 — Passouant, P., J. Cadilhac u. Th. Passouant-Fontaine, J. physiol. **47** (1955 a): 715 — Passouant, P., Th. Passouant-Fontaine u. J. Cadilhac, Compt. rend. Soc. biol. Paris **149** (1955 b): 164 — Petzsch, H., Dissert. Techn. Hochsch. Dresden 1936 — Porter, R. W., Anat. Rec. **112** (1952): 75 P — ders., Amer. J. Physiol. **169** (1952): 629 — Portius, H.-J. u. P. Rath, Zschr. Biol. **109** (1957): 387 — Quincke, H. Arch. exper. Path. Pharmacol. **15** (1882): 1 — Rath, P., Zschr. Biol. **106** (1953): 109 — ders., ebda. **108** (1956): 300 — ders., Zool. Anz. **159** (1957): 139 — ders., Wiss. Zschr. Univ. Halle; Mathem.-Naturw. Reihe **3** (1953/54): 577 — Rath, P. u. W. Schulze, Zschr. Biol. **109** (1957): 233 — Rohmer, Fr., G. Hiebel u. Ch. Kayser, Compt. rend. Soc. biol. Paris **145** (1951): 747 — Sherrington, C. S., J. Physiol. **58** (1924): 405 — Suda, J., K. Koizumi u. Ch. Mc C. Brooks, Amer. J. Physiol. **189** (1957): 373 — Sugar, O. u. R. W. Gerard, J. Neurophysiol. **1** (1938): 558 — Ten Cate, J., G. P. M. Horsten u. L. J. Koopman, EEG Clin. Neurophysiol. **1** (1949): 231 — Weinberger, L. M., M. H. Gibbon u. J. H. Gibbon jr., Arch. Neurol. Psychiatr. Chicago **43** (1940): 961

Beiträge: Zur Veröffentlichung kommen nur Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmittelungen; Buchbesprechungen werden *nicht* aufgenommen. Die Originalarbeiten sollen möglichst 3 Druckbogen und die wissenschaftlichen Kurzmittelungen 2 Druckseiten nicht überschreiten. Jede Arbeit soll am Schluß eine kurze Zusammenfassung enthalten. — Schrifttumangaben sind jeweils an den Schluß der Arbeit zu setzen und zwar einheitlich wie folgt: Nachname des Verfassers, Anfangsbuchstabe des Vornamens, Zeitschrift, **Band**, Jahreszahl, Seite. Bei Schrifttumangaben von Büchern folgen auf den Verfassernamen der Titel des Buches, Auflage, Ort, Jahreszahl, Seite. Mit der Übersendung der Niederschrift räumt der Einsender dem Verlag für die Dauer des urheberrechtlichen Schutzes das Recht ein, die photomechanische Vervielfältigung seines Beitrages durch gewerbliche Unternehmen zum innerbetrieblichen Gebrauch zu genehmigen.

Die Niederschriften sind möglichst einseitig mit Schreibmaschine zu schreiben. Beigefügte Abbildungen, graphische Darstellungen und Tabellen sollen auf der Rückseite den Namen des Verfassers und der Arbeit aufweisen. Als Vorlagen für die Abbildungen sind scharfe photographische Abzüge oder unmittelbar wiedergabefähige Zeichnungen erwünscht, bei denen im Hinblick auf die starke Verkleinerung auf besonders saubere und große Beschriftung zu achten ist. Die Beigabe von Tabellen soll wegen der hohen Satzkosten möglichst eingeschränkt werden.

Unkosten-Entschädigung: Die Entschädigung für die Aufwendungen des Verfassers beträgt DM 24.— je Druckbogen. Mehr als 3 Druckbogen je Arbeit werden nicht honoriert.

Sonderdrucke: Die Verfasser erhalten gemeinsam 50 Sonderdrucke unberechnet. An Stelle der Unkosten-Entschädigung ist auch die Lieferung von weiteren 50 Sonderdrucken möglich, sofern ihre Bestellung bei Rücksendung der Korrektur erfolgt. Mehr als insgesamt 100 Sonderdrucke können nicht angefertigt werden.

Alle Rechte, auch die des Nachdruckes, der photomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, behalten sich Urheber und Verleger vor. Es ist insbesondere nicht gestattet, ohne Genehmigung des Verlages dieses Heft, einzelne Beiträge oder Teile daraus auf photomechanischem Wege (Photokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

medizin und städtebau

EIN HANDBUCH FÜR GESUNDHEITLICHEN STÄDTEBAU

In 2 Bänden

Herausgegeben von PROF. DR. MED. PAUL VOGLER,
Berlin und PROF. ERICH KÜHN, Aachen,

unter Mitwirkung zahlreicher Fachgelehrter des In- und
Auslandes

Mit 520 Abbildungen. 1427 Seiten. 1957.
Ganzleinen DM 190.—

Dieses Handbuch verbindet erstmals Medizin und Städtebau miteinander. Es unterrichtet den Mediziner über den Städtebau und den Stadtplaner über die Medizin soweit, wie es für beide Fachgebiete erforderlich ist.



URBAN & SCHWARZENBERG / MÜNCHEN · BERLIN

Grundlagen der allgemeinen Vitalchemie in Einzeldarstellungen

Herausgegeben von

Doz. Dr. H. LINSER, Wien

unter Mitarbeit zahlreicher Fachgelehrter

Insgesamt sind 8 Bände geplant. Jeder Band ist einzeln käuflich. Für Abnehmer der ganzen Reihe gilt ein um 10 % vom Ladenpreis ermäßigter Vorzugspreis

Band I, II, III und V sind erschienen!

- I. *Die physikalische Grundlage des lebenden Systems (Atom und Molekül)*
97 Abb., 25 Tabellen, 201 S. Kartoniert DM 32.—
- II. *Die physikalisch-chemischen Grundlagen des lebenden Systems: Ordnungszustände und Reaktionsgeschehen*
63 Abb., 46 Tabellen, 136 S. Kartoniert DM 31.—
- III. *Betriebsstoffe, Baustoffe und hochmolekulare Strukturteile des lebenden Systems*
92 Abb., 24 Tabellen, 244 S. Kartoniert DM 62.—
- V. *Funktioneller Bau und Stoffwechsel des lebenden Systems.*
I. Charakteristik und Definition des lebenden Systems.
II. Stoffwechsel
42 Abb., 9 Tabellen, 160 S. Kartoniert DM 41.—

Fordern Sie bitte ausführlichen Prospekt an



URBAN & SCHWARZENBERG GMBH
WIEN · INNSBRUCK